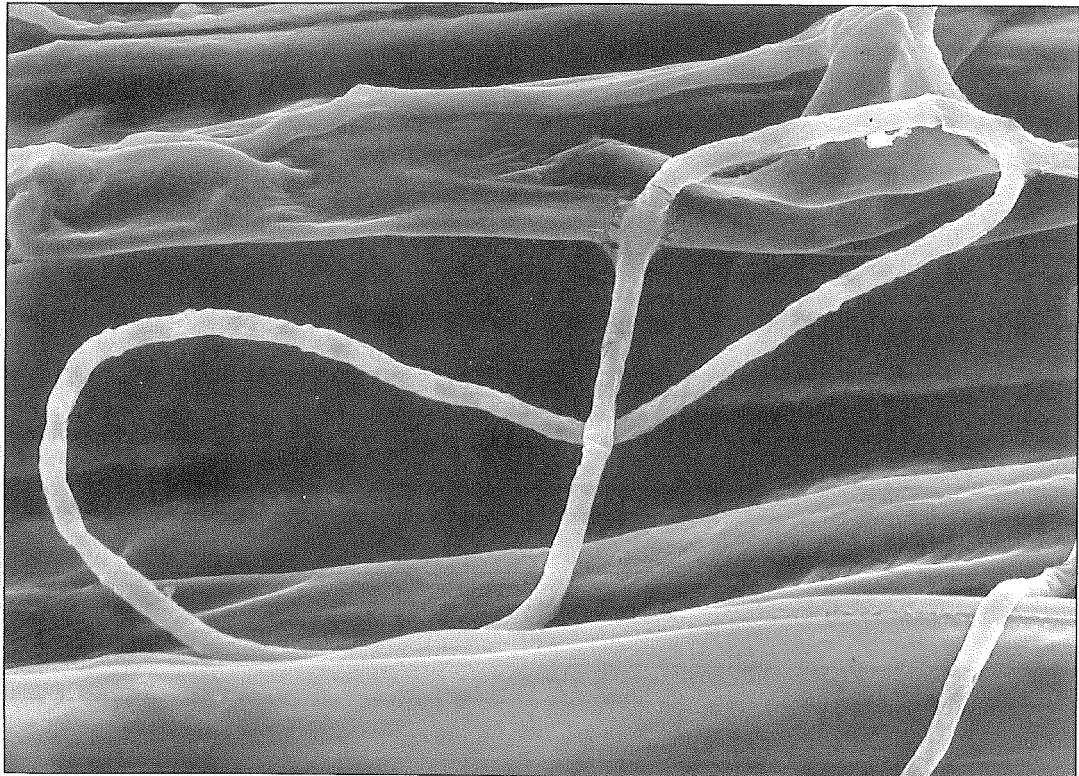




SVERIGES
LANTBRUKSUNIVERSITET

VÄXTSKYDDS- NOTISER

Nr 4 1993, Årgång 57



Tema:
Resistensbiologi

Program

Växtskyddsnotiser vill stimulera kunskapsupplygnad, idéutbyte och debatt kring växtskyddsfrågor i vid bemärkelse.

Den vändar sig till en bred läsekrets med intresse för nordiskt växtskydd och med behov av att följa utvecklingen inom den tillämpade forskningen och försöksverksamheten.

Växtskyddsnotiser presenterar översiktartiklar om aktuella ämnen på växtskyddsområdet liksom originaluppsatser med resultat från forskning och försök. Den förmedlar inblickar i pågående forskning och iakttagelser från odling, rådgivning och växtinspektion. Den refererar också doktorsavhandlingar, examensarbeten, konferenser, internationell publicering och ny litteratur.

Växtskyddsnotiser publicerar artiklar på de skandinaviska språken och på engelska. Vi vill gärna öka informationsutbytet över gränserna och välkomnar därför särskilt artiklar från våra grannländer.

Tidskriften utkommer med 4 nummer per år.

VÄXTSKYDDSNOTISER

Utgivna av Sveriges lantbruksuniversitet, SLU Info/Växter

Ansvarig utgivare: Snorre Rufelt

Redaktör: Eva Sandnes Ronquist

Redaktionens adress: SLU Info/Växter, Box 7044, 750 07 Uppsala

Telefon: 018 - 67 23 49 Telefax: 018 - 67 28 90

Prenumerationsavgift för 1993: 185 kronor exkl. moms, totalt 231 kronor.

Även lösnrnummer kan beställas.

Prenumerationsärenden: SLU Info/Försäljning, Box 7075, 750 07 Uppsala

Telefon: 018 - 67 11 20 Telefax: 018 - 67 28 54

Omslagsbild: Hyfer av *Bipolaris sorokiniana* växande på kornrot. SEM x 1750. Mikroskop: Jeol JSM-25 S II. Foto: Unna Stenram, EM-lab, Inst. för växtförädling, SLU, Svalöv.

Förord

Resistensbiologi är ett vitalt och brett ämnesområde som vi med detta temanummer gärna vill lyfta fram. De tio artiklarna speglar flera olika aspekter på temat och spänner över alla nivåer från fältförsök till genteknik, från resistensmekanismer på cellnivå till utnyttjande av resistenta sorter i odlingen. För alla oss som inte precis dagligen sysslar med genöverföring eller återkorsning, finns på sidan 135 en ordlista till hjälp på resan in i genernas värld.

Vi vill framföra vårt hjärtliga tack till alla de författare som har tackat ja till inbjudan att delta i detta temanummer och som har lagt ned både möda och dyrbar tid på att sprida insikter om sin forskning till en bredare publik!

Vi önskar trevlig och givande läsning!

Snorre Rufelt och Eva Ronquist

Per Lundin

Resistensförädling – visioner och verklighet

Den svenska resistensförädlingen har byggts upp successivt sedan pionjärarbetena i seklets början. Artikeln ger en del bilder från utvecklingens gång. Här påpekas också svårigheten att kombinera många önskvärda gener i en sort. Möjligheterna till fortsatta framsteg är stora, bl. a genom att snabbare och i högre utsträckning utnyttja upprepat urval. En mer omfattande satsning på synteserna bör komma.

"Ge mig en fast punkt, och jag skall rubba världen" lär Archimedes ha sagt. Som ung och grön agronom träffade jag en gång den legendariske förädlaren Reinhold von Sengbusch. Han var en fascinerande personlighet med en devis som liknade Archimedes': "Ge mig en bra selektionsmetod, och jag skall förbättra vilken egenskap som helst". Sengbusch saknade verkligen inte visioner, och han hade förmåga att ofta få dem genomförda till verklighet.

Redaktören för denna tidskrift harbett mig skriva om vad den svenska resistensförädlingen har uppnått och om dess tänkbara utveckling i framtiden. Jag har snabbt insett, att tillgängligt utrymme skulle kunna fyllas med välförtjänta reverenser till många förädlare och växtpatologer, och vill i stället ge några bilder från utvecklingens gång.

Pionjärerna

Herman Nilsson-Ehle – den svenska genetikens och växtförädlingens största gestalt – hade stort intresse för resistensförädling och arbetade redan under seklets första år i Svalöf med sjukdomar

som rost på stråsäd och klöverröta. De mendelska lagarna hade då just återupptäckts år 1900, och Ehle fann, att resistens mot gulrost visade enkla mendelska klyvningar. Biffen i Cambridge, som arbetade samtidigt med samma problem, blev dock den förste att publicera resultat, som visade resistensens mendelska nedärving (1905) och har därför fått äran av att ha lagt grunden för den genetiskt baserade resistensförädlingen.

Ehle var under långa perioder även verksam som praktisk förädlare, och hans resistensförädling ledde bl.a. fram till den gulrostresistenta vetesorten Pansar. Tyvärr sköts "pansaret" snabbt igenom av nya rostraser, som satte resistensen ur spel. Pansar blev vårt första svenska exempel på att resistens kan få begränsad hållbarhet, men långt ifrån det sista. Efterhand har vi fått ett kraftigt ökat kunnande om den genetiska variationen även på patogensidan.

Sven Otto Berg – legendarisk och framgångsrik veteförädlare vid Weibullsholm – har den främsta förtjänsten av att gulrosten i stort sett blivit ett okänt problem för dagens svenska vetebruksministern Gösta Netzén i en proposition år

gulrostangrepp allmänt förekommande långt upp i Mellansverige. Berg, som bara hade den äldre typen av agronomutbildning, arbetade fram till 1925 tillsammans med den genetiskt skolade förädlingsledaren Birger Kajanus. Genom korsning mellan Weibulls-sorten Iduna och den danska Tystofte Smaahvede, som båda torde härstamma från spontana korsningar med engelskt Squarehead-vete, framställdes Standard-vetet. Det hade en annan typ av gulrostresistens, som senare har visat sig ha en bredare genetisk bakgrund än Pansarresistensen.

Sedan Berg ensam övertagit ansvaret för veteförädlingen vid Weibullsholm framställdes av honom och senare av hans efterträdare en lång rad sorter med liknande eller ännu bättre gulrostresistens. Många av dem hade också hög resistens mot vetets flygsot och en relativt bra resistens mot mjöldagg. Berg är det kanske främsta namnet bland de många praktiska förädlare, som genom idrot arbete på fält höjt det svenska odlingsmarknads motståndskraft mot olika patogener.

Svartrostangrepp gav nya möjligheter

År 1951 drabbades de svenska veteodlingarna av starka angrepp av svartrost, trots att berberisbusken då sedan länge hade bekämpats. Angreppet beräknades ha orsakat skador för 150 miljoner kronor – en för sin tid mycket stor summa. Det fick till följd ett kraftigt ökat intresse för resistensförädling. I USA hade man då sedan länge arbetat med resistens på en mer medveten genetisk grund, något som några av de yngre svenska förädlarna hade god kännedom om. En utbyggnad av det svenska resistensarbetet började planeras. Från Växtskyddsanstalten sändes Arne Gustavsson över till E.C. Stakmans berömda rostcentrum i Minnesota för att lära sig rasanalyser och resistensteknik. Vid Växtskyddsanstalten och de två stora växtförädlingsföretagen började speciella resistenslaboratorier att planeras.

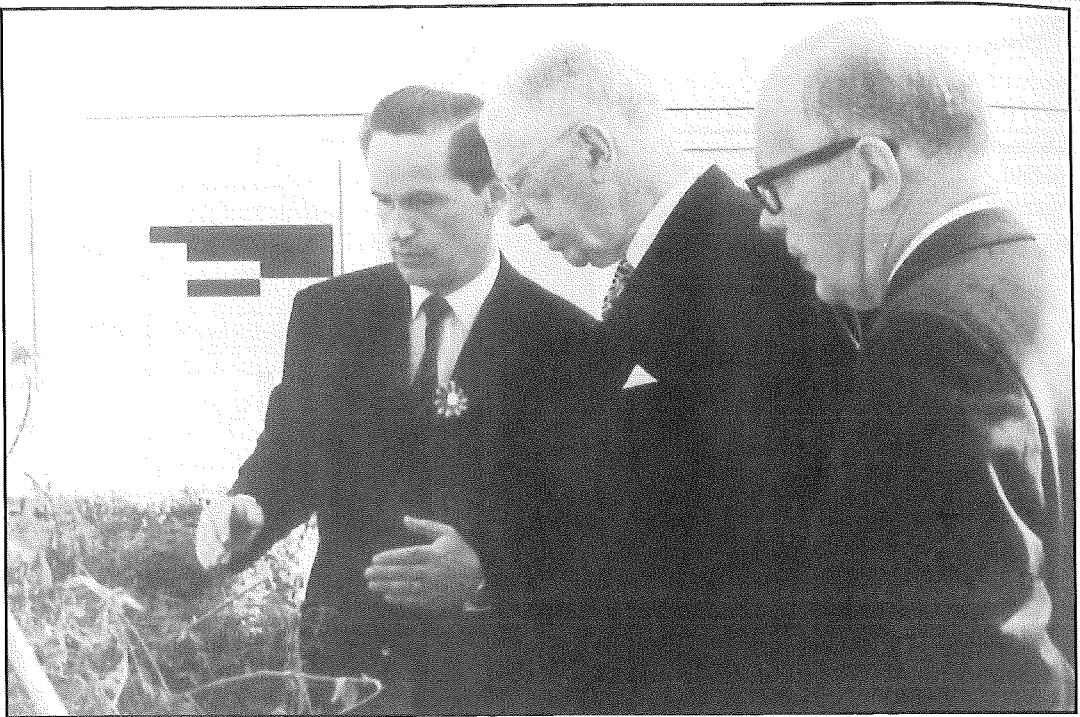
Riktlinjerna för organisationen av resistensarbetet i Sverige lades fast av dåvarande jordbruksministern Gösta Netzén i en proposition år

1959. Enligt den borde ansvaret för den grundläggande resistensforskningen ligga hos den dåvarande Lantbruks högskolan; Statens Växtskyddsanstalt skulle svara för rasanalyser och metodiforskning, medan den praktiska förädlingen naturligtvis skulle utföras vid växtförädlingsinstitutionerna. Denna tredelning har sedan i stort sett kommit att gälla, även om organisationsformerna varierat under årens lopp. Speciella förutsättningar och personliga intressen har också medfört, att grundforskning utförts i alla tre leden.

Kvarnarna malde dock relativt långsamt. Vid Weibullsholm anställdes jag år 1958 för att sköta resistensarbetena, och tre år senare stod vårt resistenslaboratorium färdigt som det första av sitt slag i Norden. Denna utbyggnad kom till stånd främst genom Gunnar Weibulls och Fajer Fajerssons förutseende. I bottnen låg nog också en önskan att visa det privata företagandets handlingskraft i en situation, när den store konkurrensten födröjdes av väntan på externa anslag, och det statliga Växtskyddet hämmades av ständiga utredningar.

När jag anställdes var förädlarstabben vid Weibullsholm ganska liten. I stort sett fanns endast en förädlare för varje stor gröda eller grupp av grödor. Det var därför inte möjligt för dem att ägna resistensfrågorna större uppmärksamhet än andra viktiga karaktärer. Det fick till följd, att vi själva vid resistenslaboratoriet kom att göra en stor del av förädlingsarbetet för resistens. Till den utvecklingen bidrog kanske också mitt eget genetiska intresse. Hos våra kollegor i Svalöf, där förädlingsavdelningarna var talrikare bemannade med akademiker, kunde man märka en motvilja hos förädlarna att släppa de intressanta resistensfrågorna. Deras resistenslaboratorium fick därför i större utsträckning rent växtpatologiska uppgifter.

En lång rad grundläggande undersökningar i Norden och i andra länder har efterhand gett allt bättre underlag för resistensförädlingen. Vid Växtskyddsanstalten och senare vid SLU har Bengt Leijerstam gjort ovärderliga insatser för vår förädling. Det nordiska samarbetet med bl.a. årliga symposier på stråsädesidan har gett ständigt nya impulser. Finska Kaiho Mäkelä, norske Kåre



Från gamla kungens besök vid Resistenslaboratoriet vid Weibullsholms 100-års jubileum år 1970. Fr. v. författaren, Gustav VI Adolf och Weibullsholms förädlingschef, professor Fajer Fajersson.

Aarsvoll, danska Sigurd Andersen, Jörgen Hermansen, Viggo Smedegaard-Petersen, J.P. Skou, J. Helms Jørgensen och många, många andra har gjort stora insatser på resistenssidan. Även om undersökningar primärt inte varit inriktade på resistensegenskaper, har de nästan alltid genererat värdefull kunskap. Det har varit ett styrkebalte i verksamheten att ha växtpatologiskt kunnande om många skilda patogener inom nära räckhåll.

Den svenska resistensförädlingen har under många år haft förmånen att ha kunniga företrädare i kvalificerade tjänster vid SLU:s institutioner för Växtförädlingsavdelning och för Växtpatologi, vid dess resistensavdelning och vid de båda stora växtförädlingsinstitutionerna. Det syns nu vara en risk, att en del av denna goda position eroderas. Detta trots att resistensförädlings resultaten väl borde ha försvarat en fortsatt stor satsning på verksamheten.

Förädlings tre faser

Resistensen har ofta fått hämtas i relativt primitiva linjer. Den har sedan överförts till odlingsvärt material genom återkorsningar. I arbetets första fas under 60-talet överfördes enstaka gener till väl prövade sorter (Ring→Rang vårvete, Ingrid →Wing och Arla→Akka korn). Genom att utnyttja växthus för att dra upp flera generationer per år kunde arbetet göras relativt snabbt. Lätt fånget är tyvärr också ofta lätt förgånget. Den monogenet betingade resistensen sattes ofta snabbt ur spel av nya raser av patogenerna. Resistensförädlingen kom härigenom i viss mån i vanrykte. Det måste dock påpekas, att många gener med enkel nedärvt beteckning visat sig ge en hållbar resistens. Ett vackert exempel är genen Tm 2-2 i tomat, som medfört att den tidigare så allmänna och fruktade virussjukdomen tomatmosaik sedan ett 20-tal år är borta från den europeiska växthusodlingen.

I en andra fas kombinerades två eller flera gener mot samma patogen (Ring→Rang→Sapo →Timmo, Walter vårvete) eller mot skilda patogener (Ingrid→Wing→Ansgar korn). Tyvärr var även nu patogenerna ofta snabbare än förädlaren i det genetiska kombinationsarbetet.

I slutet av 60-talet stod det klart, att enkelt nedärvt resistens på sikt inte skulle lösa resistensproblemen visavi patogener som mjöldagg eller rost. I arbetets tredje fas började vi därför söka resistensgener från många skilda källor för att i en sort kunna bygga upp en resistens, baserad på många skilda gener med varierande resistens-effekt. Resultat från sådant arbete är bl.a. Dragon vårvete och Mette korn. Även i andra grödor som potatis och många korsbefruktare börjar resistensförädlingen nu producera hållbara lösningar.

Den genetiska fällan

Flera utredningar har visat, att resistensförädlingen borde ha möjlighet att klara av många problem i de viktigaste grödorna. Man har då ofta bortsett från svårigheten att i en enda sort kombinera många önskvärda gener. I en självbefruktande gröda förekommer efter en korsning varje ursprungligen klyvande gen i genomsnitt i varannan planta, när materialet på nytt homozygotiseras. Eftersom förädlaren måste beakta många egenskaper, av vilka de flesta kan ha komplicerad nedärvt beteckning, blir idealkombinationerna ytterligt sällsynta. För n gener blir frekvensen av plantor med önskade kombinationer $(1/2)^n$. Den matematiskt begåvade inser snart, att bara ett litet antal klyvande gener kan hanteras i en sådan förädlingscykel.

Vid mitt återkorsningsarbete har jag i stor utsträckning utnyttjat den skapade variationen bara för resistensegenskaperna. När materialet lämnats över till respektive förädlare, har mycket begränsad variation återstått för arbeten med övriga egenskaper. Återkorsning blir därför en konserverativ förädlingsmetod, som knappast skapar något nytt utöver den egenskap, som speciellt beaktats. Många exempel finns på detta. Under 60-talet var den holländska Condor en ledande havresort i Europa. Vi återkorsade in resistens

mot kronrost, mjöldagg och havrecystnemotid i Condor-typen, men när arbetet var klart, var Condors avkastningsnivå överflyglad. De resulterande sorterna (Sofi och Larissa) fick aldrig någon större odling.

Om å andra sidan förädlaren i sina korsningar direkt söker utnyttja en linje med komplicerat uppbyggd resistens, kan man förlora många önskvärda gener under selektionsarbetet. Om inte speciellt goda urvalsriterier används, förlorar man lätt bortemot hälften av dem. Exempel på detta är också vanliga. Det är därför näst intill omöjligt fören vanlig förädlingsavdelning att göra synteser av linjer med brett uppbyggd resistens.

— och vi skall rubba världen

Jag brukar ibland påpeka, att det oftast inte råder någon brist på variation i resistens mot skilda patogener. Vad som brister är vår förmåga att hantera denna variation. När förflytten av växtförädlingen diskuteras, riktas nu ofta blickarna mot den nya gentekniken. Andra är säkert bättre skickade än jag att diskutera genteknikens fördelar. När det gäller dess direkta utnyttjande i förädlingen, menar jag, att många av dess företrädare (även svenska) ofta lovat runt men hållit väldigt tunt. Däremot har gentekniken gett oss värdefulla nya analysinstrument och en ökad förståelse om många viktiga processer i organismerna.

Det är enligt min mening viktigt för de nya förädlarna att lära sig göra synteser av linjer med många önskvärda gener på ett bättre sätt än nuvarande förädlargeneration. Svensk växtförädlning har i stor utsträckning stelnat i formerna i sin syn på synteserna. Även inom resistensförädlingen tror jag, att de största framstegen kommer att nås av de förädlare, som lär sig hantera komplicerade synteser.

Under senare delen av min förädlarverksamhet har jag gjort stora ansträngningar för att undvika den "hopplösa" kvoten $(1/2)^n$. Enligt min bestämda åsikt måste vår förädlning söka sig fram till metoder, där en vidare genetisk variation kan hanteras. En allt större del av urvalet kommer i framtiden att göras på material med en hög grad av hetero-

zygoti, meioserna kommer att utnyttjas i flera klyvande generationer, och korsningscyklerna kommer att bli snabbare.

Detta kan te sig svår förståeligt för den, som själv inte arbetat med förädling. Det är i meioserna (reduktionsdelningarna), som anlagen omkombineras i Livets stora lotteri. Ofta försöker man nu i ett enda långt steg finna de ytterst sällsynta idealkombinationer, som kan uppkomma, när många anlag från skilda föräldrar förts samman. Genom att med korta intervaller utnyttja flera meioser kan man i flera snabba steg säkrare nå fram till målet. I varje sådan kort cykel inriktar man sig bara på ett hanterbart antal gener. Med flera cykler snabbt efter varandra (upprepats urval) kan ofta ett imponerande antal önskvärda gener ansamlas. Det upprepade urvalet skulle då kunna föra oss närmare till att förverkliga vår vision om en bred och hållbar resistens.

Var kommer då växtpatologin in i detta arbete? I synteserna är det nödvändigt med en grundlig kunskap om reaktionstyper och testmetodik. Samspelet mellan värdväxter och patogener sker i allmänhet under skilda utvecklingsstadier och under relativt lång tid. Det regleras oftast av komplicerade genetiska system i båda organismerna. Patogenernas utveckling kan påverkas på skilda nivåer. Testmetodiken måste förfinas efterhand, så att även mindre skillnader kan påvisas. Genom att utnyttja olika former av samspel mellan gener i värdväxten kan resistensnivån ofta höjas successivt i urvalscyklerna.

Lundin, Per. 1993. Resistance breeding – visions and reality.
Växtskyddsnotiser 57:4, 82 – 86.

Abstract

Swedish resistance breeding has a long tradition dating back to the first years of this century. This paper describes part of the development of resistance breeding. Possibilities for further improvements are great even if it is difficult to combine many desirable genes into one single genotype. Different types of recurrent selection show great promise for the future.

För att bedöma sådana samspel måste föräldaren behärska både genetik och växtpatologi. Nya gentekniska metoder som RFLP och andra börjar göra det möjligt att direkt fastställa förekomsten av önskvärda gener. Polygen nedärving och samspel mellan gener är dock svåra att studera med dessa metoder, som ännu brukar vara dyra att tillämpa. Genom att studera klyvningar och reaktionstyper i skilda generationer, genom att utnyttja olika testraser, genom att manipulera ljus och temperatur, genom att använda gynnsamma genetiska kopplingar kan man ofta selektera fram önskade plantor på ett enklare och snabbare sätt. Men här sätts det växtpatologiska och det genetiska kunnandet på svåra prov.

Resistensförädlingens möjligheter tycks mig näst intill outömliga. Ett upprepats urval bör göra det möjligt att nå resultat även i många fall, som vi tidigare ansett vara alltför svåra.

Så gå ut Ni unga resistensförädlare och förverkliga alla våra visioner! Jag nästan avundas Er alla möjligheter. Det klar i fingrarna att få göra svåra synteser.

Författaren

AgrD Per Lundin är numera pensionär men har under nära 35 år arbetat med resistensförädling. Under sin aktiva tid var han förädlingsledare och chef för Resistenslaboratoriet vid Weibullsholms Växtförädlingsinstitut. Hans adress är Tågarpsvägen 204, 261 76 Asmundtorp.

Bodil Jonsson, Göran Engqvist och Ingrid Happstadius

Klumprotsjuka – resistensförädling i raps och rybs

Klumprotsjuka är ett ökande problem i svensk oljeväxtodling. Sjukdomen finns i 17 av de 20 sydligaste länen i Sverige, med störst risk för angrepp i de områden där oljeväxtodlingen varit mest intensiv. Resistensförädling av raps och rybs har pågått länge vid Svalöf Weibull AB och börjar nu ge resultat. Resistensgener hämtas från grönkål, kålrot och rädisa och korsas in i raps och rybs. Både rasspecifik och ospecifik resistens används i arbetet. Inom en överskådlig framtid kan dubbellåga, klumprotresistenta sorter med god avkastning finnas tillgängliga för svenska odlare.

Inledning

Klumprotsjuka ger allvarliga skador på rötter av raps och rybs. Sjukdomen orsakas av en slemsvamp, *Plasmiodiophora brassicae* Woronin, uppkallad efter den ryss som 1878 beskrev svampen. Sjukdomen utvecklas bäst på vattenjuka, sura marker med lätt sandig eller mossig jord. Svampen sprids på lätta sandjordar genom sandflykt och kan också föras av människa eller maskin till närliggande fält.

Förutom raps och rybs fungerar de flesta korsblommiga växter som värväxt åt klumprotsjuka. Sådana exempel är rovor och diverse kålarter, lomme och penningört medan pepparrot anses vara resistent.

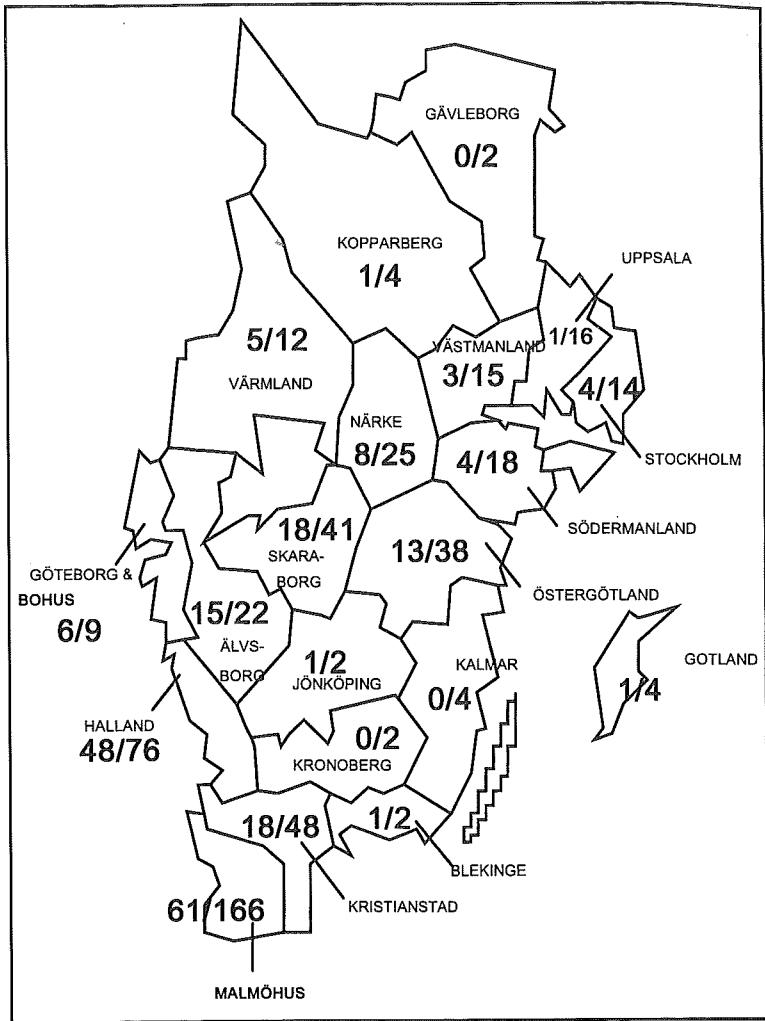
I områden med intensiv odling av oljeväxter orsakar klumprotsjuka kraftigt reducerade skör-

dar. I försök har råfettskördens hos mottagliga sorter reducerats med ca 20 % (Engqvist, 1994), medan mera motståndskraftiga sorter endast förlorat ca 10 % vid ett klumprotsangrepp.

Resistens från olika källor har överförts till såväl raps som rybs. Genom ett riktat förädlingsarbete pågår nu förbättring av detta materiel. Resistenta sorter kan möjliggöra odling av oljeväxter i områden som är drabbade av klumprotsmitta.

Förekomst - test – prognosverksamhet

Genom en vid Svalöf AB utvecklad testmetod kan fält med klumprotsmitta upptäckas före odling. I jordprov från det tilltänkta raps- eller rybsfältet sås en sort av salladskål som är mycket

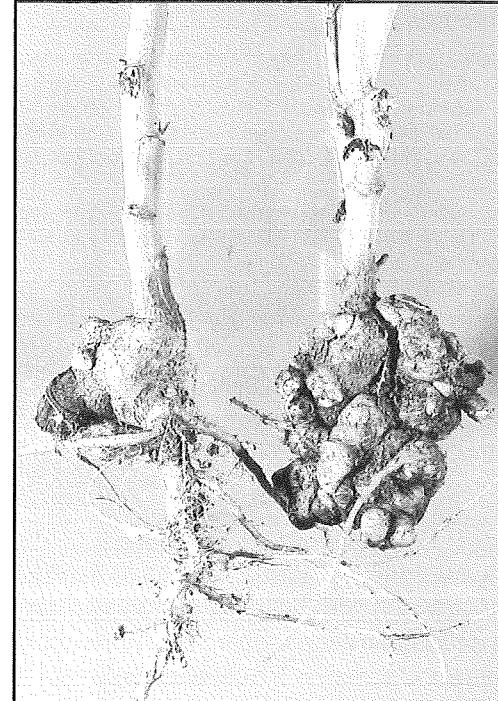


Figur 1. Förekomst av svamphen *Plasmodiophora brassicae* i jordprover testade vid Svalöf AB 1987-1992 (Engqvist, 1994). Antal infekterade jordprover/totalt antal jordprover. – Presence of clubroot in soil samples tested at Svalöf AB, Sweden, 1987-1992 (Engqvist, 1994). No. infected soil samples/total no. soil samples.

mottaglig för klumprotsjuka. Genom gradering av uppsvälda rotdelar kan smittograden bedömas.

Med hjälp av denna metod är odlingsarealen av raps och rybs i Sverige delvis undersökt. Prov från platser där officiella sortförsök utförts, och även jordprov inskickade av presumtiva oljeväxtodlare har ingått i denna undersökning (Engqvist, 1991). Under perioden 1987-89 hade 17 % av 228 undersökta prover från lokaler med offi-

ciell provning befunnits nedsmittade (Engqvist, 1991), medan av de 167 undersökta proverna, från odlarna som önskat att testa sina fält före sådd, 58 % befunnits nedsmittade. Undersökningsingen har också belagt att klumprotsjuka förekommit i 17 utav 20 undersökta län (figur 1). Förekomsten är högst i de områden där oljeväxtodlingen varit mest intensiv. Med denna metod kan odlaren i sin växtförljd ta hänsyn till smittan och undvika odling av oljeväxter på utsatta skiften. Störst risk för angrepp finns i Skåne, Östergötland, Västergötland och Halland.



Figur 2. Rapsplantor starkt angripna av klumprotsjuka. – Rapeseed plant roots severely attacked by clubroot. Foto: Svalöf Weibull AB.

görs miljön för klumprotsjukan ofördelaktig. Effektiv ogräsbekämpning av värdväxter som åkeresenap, lomme och penningört reducerar förekomst av svampen.

Resistensförädling

Den mest attraktiva metoden för reducering av klumprotsjuka är dock en genetiskt inbyggd resistens i sorter av raps och rybs. Växtförädлare i Sverige och andra länder har under lång tid arbetat med denna fråga. Det förekommer två olika förädlingsstrategier för att uppnå resistens i oljeväxter.

Förädling för rasspecifik resistens har bedrivits under lång tid både i Sverige och utomlands. Antalet verksamma raser är mycket stort och svårigheten att täcka in resistens för nyuppkomna raser gör att denna typ av resistens riskerar att sättas ur spel relativt snabbt. Rasspecifik resistens kan emellertid utnyttjas om man kontinuerligt skiftar till nya resistensgener samt i de fall då ett fåtal raser domineras i avgränsade odlingsområden.

En satsning på bred fältresistens är sannolikt ett säkrare sätt att bibehålla effektiv resistens under längre tid. Denna bredare resistens finns i t.ex. grönkål, kålrot och i rädisa varifrån den kan överföras till raps och rybs via olika tekniker.

Genom korsning av grönkål och rybs har det t.ex. varit möjligt att resyntetisera nya rapslinjer. I början av detta arbete krävdes avancerad vävnadsodlingsteknik för att rädda de små embryoner som uppkom vid korsningen. Dessa första hybrider har sedan utgjort en bas för ytterligare korsningsarbete, där kvalitet och agronomiska egenskaper kombinerats med resistensen mot klumprotsjuka. Vid korsning av rybs och raps med kålrot och rädisa är själva korsningsförfarandet enklare att utföra. Selektionsarbetet för att undanröja de negativa egenskaper, som följer med då olika arter korsas, är dock lika tidskrävande som efter resyntetiseringen.

Inom höstraps och vårrybs finns idag linjer med god bred resistens mot klumprotsjuka, som

dessutom har önskvärd dubbellåg kvalitet. Selektionsarbetet för att uppnå goda agronomiska egenskaper pågår fortfarande. I programmet för rasspecifik resistens i höstraps finns idag enkellåga linjer med relativt goda agronomiska egenskaper. Avkastningen i detta material ligger strax under dagens dubbellåga marknadssorter. Införande av låg glukosinolathalt för att uppnå dubbellåg kvalitet pågår i detta material.

Avslutning

Med hänsyn till svampens relativt stora utbredning är det angeläget för svensk växtförädling att framställa ett högväxande sortmaterial i raps och rybs med en god klumprotsresistens. Kommande sortmaterial bör kombinera resistens mot klumprotsjuka med dubbellåg kvalitet och god avkastning. Detta har inneburit en lång tids förädlingsarbete, som vi nu börjar se resultatet av. Inom en överskådlig framtid kan sorter med både rasspecifik och bred klumprotsresistens finnas tillgängliga för svenska odlare.

Tack

Här presenterade undersökningar har utförts med finansiellt stöd från SJFR och från Oljeväxtodlarnas Serviceorganisation.

Jonsson, B., Engqvist, L. G. & Happstadius, I. 1993.
Clubroot – resistance breeding in rapeseed. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 87–90.

Abstract

Clubroot in rapeseed, caused by the fungus *Plasmodiophora brassicae* Woronin, is an increasing problem in Swedish farming. Soil samples from sites of official trials were tested, 17% of these samples were found to be infected by the fungus. In 17 out of 20 Swedish counties investigated, clubroot was present in the soil. Breeding for resistance has been going on for a long time using both non-specific and race specific resistance. At Svalöf Weibull AB, *Brassica oleracea* and *Raphanobrassica* have been used as gene sources for clubroot resistance. At present we have low erucic acid breeding lines with race specific resistance and good agronomic characters. These lines yielded a little less than the standards. Further crossings have been made in this program to introduce genes for double low quality. In the program for non-specific resistance, the double low quality has been reached, but selection for agronomic characters is still needed. Swedish farmers may have access to a clubroot resistant variety in the foreseeable future.

Litteratur

- Engqvist, L.G. 1991. Clubroot, *Plasmodiophora brassicae*, in Swedish soils. In Paul, V.H. and Rawlinson, C.J. (eds). Conference on Diseases, Weeds, Pests and Integrated Control in Oilseed Rape, Paderborn, April 19-20, 1990. ISBN 92-9067-0401, IOBC/WPRS Bulletin XIV(8):132-136.
- Engqvist, L.G. 1994. Förekomst och detektion av klumprotsjuka och ärtrotrota. Nordisk växtskyddskonferense, Mariehamn Åland, 6-7 okt. 1992.

Författarna

Bodil Jonsson, fil. kand. och biolog, är höstrapsföredlare vid Svalöf Weibull AB. Ingrid Happstadius, fil. kand. och biolog, arbetar med svampresistens i oljeväxter vid Svalöf Weibull AB. Göran Engqvist, agronom, arbetar med resistensföredling inom ärter, fodergräs och oljeväxter vid Svalöf Weibull AB. Samtliga författare kan nås på tel. 0418-67 000 Adress: Svalöf Weibull AB, 268 81 Svalöv.

TEMA RESISTENSBIOLOGI – THEME PLANT RESISTANCE

Jens Weibull

Satsningen som kom av sig: svensk resistensföredling mot insekter

Under en period från slutet av 1970-talet och framåt sågs möjligheten att använda sorter med insektsresistens som en naturlig del i det integrerade växtskyddet. Forskningsresurser satsades därför på ett par skadedjur och grödor där behovet ansågs särskilt stort. Trots fina forskningsresultat och nya infallsvinklar har detta inte lett till att förädlingsprogram har kommit igång. En viktig anledning är att Sverige är ett förlitligt land för att själv finansiera sådan sortframställning, särskilt som det är ett mycket långsiktigt arbete. Ett annan anledning är att den verkligt intressanta genetiska variationen finns hos många vildarter och därmed är hart när åtkomlig för den praktiska föredlingen. Vissa utländska sorter med insektsresistens kan redan idag odlas i landet. Kanske kommer också transformerede växtslag att finna sin marknad här, men deras utbredning och livslängd kommer att bestämmas av hur de överförda generna förvaltas i odlingssystemet.

Då

Det svenska växtskyddets guldålder sträckte sig från mitten av 1970-talet och ett drygt decennium framåt. Institutionen vid Sveriges lantbruksuniversitet byggdes ut, verksamheter sattes igång, doktorander brydde sina hjärnor med olika projekt. Integrerade växtskyddsinsatser skulle avhjälpa jordbrukets skadegörarproblem. Inte minst utredde man möjligheterna att intensifiera och bredda resistensföredlingen i landet (Hagberg & Gustafsson, 1981; Anonym, 1983) eftersom ett av de stora jordbrukspolitiska målen ju var att minska förbrukningen av kemiska bekämpningsmedel.

Man ”upptäckte” dessutom att insektskade-görarna och deras angrepp minsann också kunde begränsas genom resistensföredling och att man utomlands redan under lång tid (Painter, 1951;

Beck, 1965; Hedin, 1978; Russell, 1978) hade ägnat sig åt den sortens verksamhet. Därför föreslogs också olika forskningsprogram som, med utgångspunkten i ett nära studium av vissa insekt-växtrelationer, eventuellt kunde syfta till en framtida svensk föredling för resistens mot insekter. Bland de arter som man tog itu med hörde stora kålfuglan, fritflugan, skidgallmyggan, havrebladlusen och senare även rapsbaggen.

Nu

Idag är situationen en annan. Svensk jordbruksareal minskar och saknar reell betydelse som inbringare av exportinkomster. Växtskyddsverksamheten har ”marknadsanpassats” för att motsvara det krympande behovet. Lantbruksuniversitetet skär ned, försöksverksamheten bantas och anslagen från de statliga forskningsråden minskar eller finner nya vägar.

Betyder allt detta att behovet och/eller nödvändigheten av en dynamisk och drivande resistensförädling också har minskat? Knappast! Fortfarande pågår neddragningen av mängden bekämpningsmedel (eller mängd aktiv substans) i jordbruksområdet som helhet och fortfarande kvarstår en hel rad växtskadegörarproblem.

Utanför Skandinavien ...

Utomlands sover man verkligen inte. En snabb genomgång visar att det bara under ett år produceras en hel mängd arbeten som anknyter till resistensfrågor rörande insekter och deras respektive värdväxter (tabell 1). Det betyder inte att man bedriver förädling mot djuret ifråga, men i alla fall forskning rörande resistensmekanismer och interaktioner. Tre ordningar domineras som synes klart: fjärilar (Lepidoptera), halvvingar (Hemiptera: Homoptera) och skalbaggar (Coleoptera). Av grödorna (tabell 2) utgörs nästan en tredjedel av gräs (huvudsakligen sorghum, majs, vete), därnäst följer vedartade växter (inklusive fruktträd) samt olika ärtväxter med sojabönor som viktigaste gröda.

Om vi endast betraktar de europeiska länderna kommer vi att finna att en mycket stark tonvikt har lagts på bladlöss i olika grödor (hallon, kålväxter, sallat, sockerbeta, stråsäd och äpple). Å andra sidan arbetar man intensivt med olika skadegörare i kålväxter, framför allt stora och lilla kålfuglan (*Delia floralis* och *D. radicum*). Som ett nytt och intressant förädlingsobjekt har den svårbekämpade amerikanska blomstertripsen (*Frankliniella occidentalis*) seglat upp och i Holland arbetar man både i växthusgurka och chrysanthemum med resistensortsmaterial. I vissa grödor finns det sorter med resistens mot insekter och dessa kan redan idag tas i odling i Sverige. Så t.ex. är moroten Sytan resistent mot morotsflugan (*Psila rosae*) och det finns ett antal sallatssorter med resistens mot flera bladlusarter.

... och inom

Aktiviteten i de nordiska länderna har under de senaste 15 åren varit klart högst i Sverige. De projekt som sattes igång genererade mängder

Tabell 1. Procentuell fördelning mellan insektsordningar av referenser ur Current Advances in Plant Sciences Vol. 24 (1992) under avdelningen "Plant Resistance". – *Proportions of references from Current Advances in Plant Sciences, Vol. 24 (1992) subsection "Plant resistance", that fall into different insect orders*

Insektsordning Insect order	Antal ref No. of references	%
Coleoptera	18	16
Diptera	6	5
Heteroptera	2	2
Homoptera	28	25
Hymenoptera	1	1
Isoptera	2	2
Lepidoptera	28	25
Ej angiven	21	19
(Acari)	5	5
Summa	111	100

Tabell 2. Procentuell fördelning mellan värdväxtgrupper av referenser ur Current Advances in Plant Sciences Vol. 24 (1992) under avdelningen "Plant Resistance". – *Proportions of references from Current Advances in Plant Sciences, Vol. 24 (1992) subsection "Plant Resistance", that fall into different host plant groups*

Värdväxtgrupp Host plant group	%
Bomull	6
Gräs	32
Kruciferer	7
Potatisväxter	7
Träd (inkl. fruktträd)	21
Ärtväxter	20
Övriga	7
Summa	100

med ny kunskap om, som man då antog, ett urval "välkända" skadegörare (Charpentier, 1985; Jonasson, 1985; Weibull, 1987; Åhman, 1986). Tyvärr resulterade dessa endast i några få fall i praktiska förädlingsprogram. Vissa försök har också gjorts för att utnytta de nya rönen (Weibull, under tryckning; Weibull, accepterat för publ.). Några nya projekt har också satts igång, dels i syfte att titta på nya skadegörare (Åhman, 1993), dels för att i praktisk förädling pröva om en del föreslagna resistensmekanismer verkligen är intressanta och går att använda som urvalsinstrument (Niemeyer, 1988; Weibull, 1993; Zuñiga & Corcuera, 1986; Åhman, pers. medd.).

Efter Markkula, som under 1960- och 70-talen arbetade med såväl kål-, ärt- som havrebladlus, har ingen i Finland ägnat insektsresistensfrågorna något större intresse. Inte heller i Danmark eller Norge har man i någon större utsträckning engagerat sig för problemen, med undantag för morotsflugan (*P. rosae*, Philipsen, 1988) och stora kålfuglan (*D. floralis*, Taksdal, 1993).

Både för- och nackdelar

Det är inte svårt att utifrån ett ekologiskt perspektiv se de uppenbara fördelarna som resistens mot insekter innebär (Kogan, 1982). Den är i allmänhet riktad mot en viss art eller ett artkomplex och mestadels utan bieffekter på vare sig den naturliga fiendefauunan eller omgivningen. Eftersom egenskapen under odlingssäsongen utövar sin verkan på insekternas samtliga generationer adderas dess effekt som därfor inte behöver vara fullständig. Det är den för övrigt mycket sällan. Slutligen, eftersom sorter med resistens är lika lätt att använda som andra sorter går insektsresistensen lätt att integrera med andra växtskyddsinsatser.

Men, vari består då trögheten och oviljan att fortsätta med arbetena rörande insektsresistens? Ja, en mycket viktig faktor är att arbetet är omständligt. Entomologen avundas här sin patologiska kollega som i allmänhet lätt kan odla sitt inkokulum, infektera sina testplantor, avläsa symptomen och upprepa försöket. Med insekter erfär man ofta hur svårt det kan vara att göra reproducerbara försök, att kvantifiera skador på planterna och/eller testdjuren samt att undvika att andra, ytter, faktorer påverkar djuren.

Andra problem

Bortsett från de rent tekniska detaljerna så tar förädlingsarbetet lång tid, vilket är ett aber i en tid när snabba framsteg krävs. Problemet med "resistensbrytande" biotyper är naturligtvis något som inte får underskattas, liksom risken att en egenskap som medför resistens mot en organism kanske innehåller ökad mottaglighet för en annan. Ytterligare ett problem rör tillgången på resistenskällor (genresurser) och det vill jag utveckla något här.

Den genetiska variationen inom våra grödor är i allmänhet smal och därfor otillräcklig om vi önskar sätta igång med ett nytt förädlingsprogram. Ett naturligt steg blir då att gå till närbesläktade arter. Erfarenheten visar också att dessa många gånger utgör en rik källa till ny variation och inte minst av resistensgener (tabell 3). I ett fåtal fall har man också lyckats överföra resistens från dessa icke-domesticerade arter till odlade arter, antingen genom "raka" korsningar eller via en s.k. "brygga" (t.ex. *Lactuca virosa* → *L. serriola* → *L. sativa*).

Tyvärr har det i många andra fall visat sig vara omöjligt att kringgå de naturliga sterilitetsbarriärerna och därfor förblir en stor del av den unika genetiska variationen oåtkomlig för den praktiska förädlingen. Dessutom är det mycket lätt att få med en för stor barlast av oönskade "primitiva" karaktärer som gör att återkorsningsarbetet blir både långvarigt och besvärligt. En satsning på att utveckla metoder för att underlätta artkorsningar skulle revolutionera mycket av dagens resistensförädling mot såväl insekter som andra skadegörelse.

Transformerade växter

En revolution som faktiskt redan har inträffat omfattar överföringen av isolerade delar av genetisk information eller hela gener från en art till en annan (gentransformation – se utförlig artikel av Åhman i detta nummer). Ibland görs detta mellan två olika växtslag, t.ex. från potatis till raps, ibland mellan två helt olika organismgrupper, t.ex. från en bakterie till en högre växt. Båda dessa alternativ har utnyttjats i syfte att påskynda utvecklingen av växtslag/sorter med resistens mot skadedjur.

Det finns idag en hel rad växtslag till vilka man har överfört gener från främmande organismer, gener som gör att växterna själva tillverkar för insekterna giftiga substanser. Växtvävnaden kan t.ex. producera endotoxiner som härrör från olika stammar av *Bacillus thuringiensis* (Bt), trypsininhibitörer från vignaböna, tomat eller potatis eller lektiner från ärt. Den stackars insekt som äter av den transformatorade växten blir antingen

Tabell 3. Insektsresistens hos några vilda släktingar till våra grödor. – *Insect resistance in wild crop relatives*

Insektsläkte – <i>Insect genus</i>	Gröda – <i>Crop</i>	Vildart(er) – <i>Wild Species</i>
Heteroptera <i>Emoasca, Lygus</i>	Bomull	<i>Gossypium arboreum</i> , <i>G. barbadense</i> , <i>G. herbaceum</i>
Lepidoptera <i>Pectinophora, Heliothis</i>		
Coleoptera <i>Anthonomus</i>		
Hem.;Homoptera <i>Amphorophora</i>	Hallon	<i>Rubus coreanus</i> , <i>R. crataegifolius</i> , <i>R. kuntzeanus</i> , <i>R. phoenicularius</i>
Coleoptera <i>Butyrus</i>		
Hem.;Homoptera <i>Theroaphis</i>	Lucern	<i>Medicago glandulosa</i> , <i>M. littoralis</i> , <i>M. truncatula</i>
Coleoptera Curculionidae		
Diptera <i>Delia</i>	Lök	<i>Allium fistulosum</i>
Lepidoptera <i>Diabrotica, Spodoptera</i>	Majs	<i>Tripsacum dactyloides</i>
Diptera <i>Psila</i>	Morot	<i>Daucus capillifolius</i> , <i>D. glochidiatus</i>
Hemiptera Coleoptera <i>Leptinotarsa</i>	Potatis	<i>Solanum berthaultii</i> , <i>S. sparsipilum</i>
Lepidoptera <i>Operculella</i>		
Hem.;Homoptera <i>Nasonovia, Megoura, Myzus</i>	Sallat	<i>Lactuca virosa</i> (<i>via L. serriola</i>)
Hem.;Homoptera <i>Sitobion, Metopolophium, Rhopalosiphum, Diuraphis</i>	Stråsäd	<i>Agropyron spp.</i> , <i>Avena macrostachya</i> <i>Hordeum bogdani</i> , <i>H. bulbosum</i> , <i>H. brevisubulatum</i> <i>Triticum monococcum</i> , <i>T. dicoccum</i>
Hem.;Homoptera <i>Hyperomyzus, Aphis, Nasonovia</i>	Vinbär	<i>Ribes bracteosum</i> , <i>R. dikusha</i> , <i>R. glutinosum</i> , <i>R. sanguineum</i>
Hem.;Homoptera <i>Trialeurodes, Bemisia</i>	Tomat	<i>Lycopersicon hirsutum</i> , (<i>f. glabratum</i>), <i>L. cheesmannii</i> <i>Solanum penellii</i>
Diptera <i>Liriomyza</i>		
Hem.;Homoptera <i>Phylloxera</i>	Vindruva	<i>Muscadinia rotundifolia</i>
Hem.;Homoptera <i>Dysaphis, Eriosoma</i>	Äpple	<i>Malus floribunda</i> , <i>M. prattii</i> , <i>M. zumi</i>

"upplöst" inifrån av Bt-endotoxinerna eller får matsmälningen blockerad av de proteashämmande inhibitorerna.

Eftersom de främmande substanserna finns konstitutivt i växten, d.v.s. produceras hela tiden, är det en stor risk att individer med större motståndskraft selekteras fram ur insektspopulationerna. En direkt parallell finner vi i den rasspecifika resistensen mot t.ex. mjöldagg. Särskilt stor är risken just med Bt-endotoxinerna eftersom de är mer specifika i sitt värdsppektrum, och även verkningsätt, än proteashämmarna. Resistenta insektsstammar har också redan uppträtt på flera platser där *B. thuringiensis* flitigt har använts som biologiskt bekämpningsmedel. Det krävs sålunda stor eftertanke och väl genomtänkta strategier innan endotoxintransformerade sorter tas i odling i större skala.

Större möjligheter till framgång har vi troligen om sådana gener kan kombineras där genprodukterna har olika verkningsätt och/eller olika strukturer. Ett exempel är trypsininhibitorer och lektiner som visserligen har likartat angreppssätt men olika utseende. Tillsammans har substanserna större verkan på insekten än var för sig och resistensen kan bli mer långlivad.

"Organiserat motstånd"

Insektsresistensförädlarna och -forskarna är välorganiserade internationellt och vill man vara med och delta så går det utmärkt. Inom Europa verkar en underavdelning till IOBC/WPRS benämnd "Working Group 'Breeding for resistance to insects and mites'" som träffas vart tredje år för att dryfta framsteg och motgångar, nya metoder, samarbetsprojekt och annat. Representanter från den privata industrien deltar också vilket kan tas som bevis för att behovet av gruppen är stort, liksom uppskattningen. Efter varje möte publiceras en rapport¹ där samtliga föredrag ingår. De

som är intresserade rekommenderas att ta kontakt med Dr N. Birch, S.C.R.I., Invergowrie, Dundee, DD2 5DA, Skottland.

I USA träffas insektsresistensforskarna årligen, och utländska forskare/förädlare är naturligtvis också välkomna. Dessutom publiceras förstås en rapport² till vilken alla med anknytning till ämnesområdet kan skicka in bidrag till Dr. E. Ortman, Agric.Exp. Station, Purdue University, W. Lafayette, IN 47907, USA.

Litteratur

- Anonymous, 1983. Bekämpning av växtskadegörare och ogräs. Betänkande av utredningen om användning av kemiska medel i jord- och skogsbruket. *SOU 1983:11*.
- Beck, S. D. 1965. Resistance of plants to insects. *Ann Rev Entomol* 10, 107-232
- Charpentier, R. 1985. Host plant selection by the pollen beetle *Meligethes aeneus*. *Ent Exp Appl* 38, 277-285.
- Hagberg, A. & Gustafsson, M. 1981. Resistensfördärlingens möjligheter att minska användningen av kemiska bekämpningsmedel inom jordbruks- och trädgårdsnäringen. *Sveriges Utsädesföreningens Tidskrift* 91, 3-19.
- Hedin, P. A. (ed). 1978. *Plant resistance to insects*. ACS Symposium series 62. American Chemical Society, Washington.
- Jonasson, T. 1985. *Resistance to frit fly attack in oat seedlings - an ecological approach to a plant breeding problem*. Doktorsavhandling, Lunds Universitet.
- Kogan, M. 1982. Plant resistance in pest management. In: *Introduction to insect pest management*, 93-134. Eds. R. L. Metcalf & W. H. Luckmann, Wiley-Interscience, New York.
- Niemeyer, H. M. 1988. Hydroxamic acids (4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones), defense chemicals in the Gramineae. *Phytochemistry* 27, 3349-3358.
- Painter, R. H. 1951. *Insect resistance in crop plants*. Univ. of Kansas Press.
- Philipsen, H. 1988. Resistance to carrot fly (*Psila rosae*) in two carrot cultivars - Sytan and Danvers - evaluated in field plots. *IOBC/WPRS Bull.* XI/3, 59-62.
- Russell, G. E. 1978. *Plant breeding for pest and disease resistance*. Butterworth, London.
- Ruuth, P. 1988. Breeding for resistance to turnip root fly (*Delia floralis*) in Northern Sweden. *IOBC/WPRS Bull.* XI/3, 70-71.
- Taksdal, G. 1993. Resistance in swedes to the turnip root fly and its relation to integrated pest management. *IOBC/WPRS Bull.* 16:5, 13-20.
- Weibull, J. 1987. *Resistance in the genera Avena and Hordeum to the aphid Rhopalosiphum padi (L.) - genetic resources and nutritional aspects*. Dissertation, Swed. Univ. Agric. Sci., Dep. Pl. Forest Prot., Uppsala.
- Weibull, J. 1993. År växlösa och borstiga höstvetsorter bladlusresistenta? 34:e Svenska Växtskyddskonferensen, SLU, Uppsala, 179-185.

¹ IOBC/WPRS Bulletin, Working Group "Resistance Breeding". ² Annual Plant Resistance to Insects Newsletter

Weibull, J. 1993. Glutamic acid content is not a good predictor of plant resistance to *Rhopalosiphum padi*. *Phytochemistry* (under tryckning).

Weibull, J. 1994. Resistance to *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* and in hybrids with *H. v.* subsp. *vulgare* (Euphytica, accepterat för tryckning).

Zuñiga, G. A. & Corcuera, L. J. 1986. Effect of gramine in the resistance of barley seedlings to the aphid *Rhopalosiphum padi*. *Ent Exp Appl* 40, 259-262.

Åhman, I. 1986. Oviposition in *Dasineura brassicae* Winn. (Dipt.: Cecidomyiidae). Adaptive, mechanistic, and applied aspects. *Plant protection reports/Dissertations 9*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Åhman, I. 1993. A search for resistance to insects in spring oilseed rape. *IOBC/WPRS Bull.* 16:5, 36-46.

Personligt meddelande

Inger Åhman, Svalöf Weibull AB, 268 81 Svalöv

Författaren

Jens Weibull arbetar för närvarande som forskare vid Laboratorio de Química Ecológica (Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653) i Santiago de Chile. Han disputerade på en avhandling rörande möjligheterna till resistensförädling i korn och havre mot havrebladlusen. Under fyra år var han verksam som resistensförädlare vid W. Weibull AB (senare Svalöf Weibull AB).

TEMA RESISTENSBIOLOGI – THEME PLANT RESISTANCE

Inger Åhman

Genetic engineering to obtain insect resistant crops

During the last decade new techniques have become available in breeding for plant resistance to insects. These techniques enable introduction of specific genes from a foreign organism into the genome of a plant. Since breakthrough reports in 1983 (Leemans, 1993), about successful introduction of a bacterial gene causing resistance to an antibiotic, various genes conferring resistance to herbicides, viruses and insects have been transferred to crop plants. The present report focuses on exploitation of genes which may improve plant resistance to insects.

Advantages compared to classical breeding

In classical breeding, half of the genome from each of the two parents is combined at crossings. As the plant source for resistance genes is often primitive from an agronomical point of view, not only desired resistance traits, but also other, less favourable traits will be inherited. It then takes several cycles of selection and back-crossing with modern cultivars to eliminate such undesirable traits. Nevertheless, some breeding is also necessary after genetic engineering to find the best genotypes for further propagation.

Another limitation in classical breeding is that only certain combinations of plants produce offspring. Cross-fertility is limited to intra-specific and sometimes intra-generic crosses and resistance from more distantly related organisms is largely inaccessible. Through genetic engineering even

mammalian genes can be introduced into crop plants and there confer resistance (Truwe *et al.*, 1993).

Means of gene transfer

The introduction of foreign genes into the target genome can be made by means of a vector, the plant pathogenic bacterium *Agrobacterium tumefaciens* (Zambryski, 1992). Bacteria contain ring-shaped DNA, plasmids, and in *A. tumefaciens* part of such DNA is copied and integrated into the genome of its host plant. Normally this induces tumour development in the host but when *A. tumefaciens* is used for genetic engineering the disease-causing genes are removed. Instead, a desired foreign gene is pasted into the plasmid region from where DNA is copied and transferred.

Not all plants are amenable to transformation with *A. tumefaciens* and other, physical methods

Weibull, J. 1993. An investment not realized: Swedish plant breeding for resistance against insects. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 91-96.

Abstract

From the end of the 1970's through the late 1980ies the possibility of using insect resistant cultivars was considered a natural part of insect pest management in Sweden. Consequently, research in some particularly important pest-crop interactions was financially supported. Despite good research results and new ideas almost no practical breeding programmes have been initiated. One important reason is that Sweden is a country too small to finance such plant variety development, in particular since it demands long-term efforts. Another reason is that the most valuable genetic variation is found among distant crop relatives, which are currently beyond the reach of practical breeding programs. Some insect-resistant cultivars developed abroad can be grown successfully in the country. There is also the possibility that transformed crops will find their market in Sweden. However, the extent to which these cultivars will be grown and the longevity of their resistance genes will be determined by their deployment in the agroecosystem.

for DNA-introduction have been developed (Potrykus, 1991). Through bombardment of cells or tissue with DNA-coated microprojectiles it has been possible to produce transgenic plants of several monocotyledonous crops (Somers *et al.*, 1992; Leemans, 1993).

Normally the gene for a specific, desired trait is transferred along with a marker gene and a promoter. The promoters regulate the gene expression and promoters may be tissue-specific, environmentally regulated such as wound-inducible, developmentally regulated or constitutive. The marker genes enable distinctions to be made between transgenic and other cells. If the marker is of the selectable type, the marker gene confers resistance to antibiotics or herbicides which are included in a growth medium to select for transformed plants. Scoreable markers indicate which cells or tissues are transgenic by specific colour or light emission.

Genes conferring insect resistance

Various plant traits; chemical, morphological and anatomical; have been found to confer resistance to insects (see e.g. Smith, 1989). By genetic engineering, genes for such traits are now, in principle, possible to introduce from gene sources other than sources within the crop species or among its close relatives. However, many of the resistance traits are controlled by several genes. For example, the synthesis of a toxic substance may be regulated by a series of enzymes which in turn are coded for and regulated by a number of genes. Thus it takes considerable knowledge of the system to genetically manipulate it.

However, there are exceptions to this complexity. Sometimes the primary gene products, proteins themselves have adverse effects on insects. Genes coding for proteinase inhibitors (PIs), lectins, chitinases, a-amylase inhibitors and *Bacillus thuringiensis* (B.t.) toxins belong to this category of defense-related genes which are promising candidates for transformations. Some of these have already proven useful.

Bacillus thuringiensis genes

B.t. is a pathogen of insects, mites, nematodes, flatworms and protozoa (Feitelson *et al.*, 1992). The bacterium contains a crystal protein that is cleaved into toxic polypeptides when ingested. B.t. endotoxins are specific in their action. Among the pathotypes active to insects, some are Lepidoptera-specific, others are Diptera-specific, Coleoptera-specific or both Lepidoptera- and Diptera-specific. Even within an insect order or species (McGaughey, 1985) sensitivity to B.t. may differ. Insects susceptible to the toxin stop feeding and die within a few days. The toxin destroys the cells of the midgut epithelium.

In 1987 the first publications appeared where B.t.-transformed tobacco (Vaeck *et al.*, 1987; Barton *et al.*, 1987) and tomato (Fischhoff *et al.*, 1987) were reported to possess resistance to some lepidopteran pests. Since then B.t. endotoxin genes have been introduced in many other crop species such as cotton (Perlak *et al.*, 1990), maize (Koziel *et al.*, 1993) and rice (Fujimoto *et al.*, 1993). Furthermore B.t. toxin genes have been modified to become more similar to the plant genes without changing the amino acid sequence in the protein that it codes for. This resulted in a 100-fold increase in gene expression and considerably improved protection of cotton plants to lepidopteran pests (Perlak *et al.*, 1990).

The results of field tests with transgenic crops expressing B.t. insect controlling proteins (Delannay *et al.*, 1989; Warren *et al.*, 1992; Koziel, 1993) are very promising and the first crop carrying such a gene is likely to be on the market before 1996 (Meeusen & Warren, 1989). However, if B.t.-transformed crops will become widely used target insects may develop resistance to the toxins. Various strategies have been proposed to avoid this (Fox, 1991).

Proteinase inhibitor genes

PIs are found in all forms of life. PIs bind to certain reactive sites on proteolytic enzymes and thereby inhibit proteolysis by native as well as foreign proteolytic enzymes. When ingested by animals, PIs interfere with proteolysis by reducing

the effective concentration of proteases in the gut (Ryan, 1990). Feed-back mechanisms may also be triggered leading to overproduction of digestive enzymes and loss of appetite. Four classes of PIs occur, each corresponding to the serine-, cysteine-, metallo-, and aspartyl-type of proteases. The effects of a particular PI depend on which organism it interferes with. In general, species of Coleoptera and Hemiptera have mildly acidic pH in their guts and depend on cysteine or aspartic proteinases for their proteolysis. Lepidoptera on the other hand, have an alkaline pH in their gut and use serine proteinases for protein digestion (Ryan, 1990).

Since all plants contain PIs, herbivorous insects must be able to tolerate levels of PIs typical to their host plants. PIs in non-hosts may or may not interfere with digestion. One way of finding out is to mix gut homogenate, a protein and a PI and estimate inhibition of proteolysis (Gatehouse *et al.*, 1992). Another way is to rear insects on artificial diets or plants to which PIs have been added and study effects on insect survival and growth.

Hilder *et al.* (1987) were the first to show that transgenic tobacco plants expressing a serine PI from cowpea, a non-host plant of *Heliothis virescens*, were more resistant toward this tobacco pest. PI genes of both serine- and cysteine-type are now being introduced into various crops to improve their resistance to key pests (e.g. Johnson *et al.*, 1989; Gleddie & MacLaurin, 1993; Puttik *et al.*, 1993).

Lectin genes

Lectins are proteins that bind multivalently to carbohydrates and may thereby agglutinate cells with carbohydrate-coated surfaces such as blood cells. The lectins are also specific with regards to their substrate. In susceptible insects lectins may interfere with food uptake due to disruption of midgut epithelial cells but other mechanisms have also been suggested (Gatehouse *et al.*, 1992; Powell *et al.*, 1993). A gene coding for pea lectin has been transferred to tobacco resulting in reduced larval biomass and leaf damage by *H. virescens*. Furthermore it has been shown that it is possible

to combine production of foreign-gene-PI and -lectin by cross-breeding transgenic tobacco plants carrying such genes and obtain additive effects in terms of resistance (Boulter *et al.*, 1990).

A Swedish attempt

In the spring of 1993 a new project was started at the plant breeding company, Svalöf Weibull AB. The aim is to investigate the possibility of transforming spring rape (*Brassica napus*) with PI and lectin genes from potato in order to obtain resistance to pollen beetles (*Meligethes* spp.). Potato is selected as a gene source as it is rich in such compounds. Furthermore the potato genome is fairly well known.

The first compound used in feeding assays with pollen beetle larvae was a high molecular weight cysteine PI isolated from potato tubers. Young larvae were supplied with fresh stamens of spring rape every day for 7 consecutive days. The stamens had been impregnated with the compound in 1% and 5% dilutions. At these concentrations the PI had no effect on larval mortality and growth. However, one problem with the method is that the PI concentration in the stamen will be much lower than in the solution. The compound studied was just about soluble in the 0.1M NaAc buffer at 5% thus preventing the use of a more concentrated solution. For comparison, in transgenic tobacco the cowpea trypsin inhibitor amounted to up to 1% of the soluble plant protein but there was an effect on *H. virescens* larvae feeding on plants with even somewhat lower concentrations (Hilder *et al.*, 1987).

The next step in the Swedish investigations will be to isolate potato lectin to use in a bioassay with pollen beetle larvae. Tests will also be made with adult beetles. However, it may be that adults are less sensitive to these potato proteins because, contrary to the larvae, their food-range is not limited to certain crucifers, but includes many other species of plants (Nilsson, 1985). Furthermore, adults are probably less sensitive to protease inhibition than growing larvae. However, another variable, egg production rate, is likely to be affected by availability of amino acids in the

females' diet. It then remains to be found whether such an effect will give any protection to the transgenic crop itself or perhaps indirectly by a lower number of beetles entering the crop next season.

If economical resources allow, transformation attempts will be made without previous knowledge of insecticidal efficiency. Tests with transgenic plants will give more realistic answers as to whether transformation will yield spring rape with sufficient resistance to its most serious pest in Sweden, the pollen beetle.

Acknowledgements

This work is supported by "Stiftelsen Svensk Oljekärvforskning" and "Stiftelsen Lantbruksforskning". Margareta Larsson, working as a biochemist and molecular biologist in the pollen beetle project, is thanked for supplying the test substance and improvements on an earlier version of the manuscript. Barbara Ekbom, Per Hofvander, Stine Tuvesson and Kristofer Vamling also commented on this report.

References

- Barton, K.A., Whiteley, H.R. & Yang, N.-S. 1987. *Bacillus thuringiensis* δ-endotoxin expressed in transgenic *Nicotiana tabacum* provides resistance to lepidopteran insects. *Plant Physiol.* 85, 1103-1109.
- Boulter, D., Edwards, G.A., Gatehouse, A.M.R., Gatehouse, J.A. & Hilder, V.A. 1990. Additive protective effects of different plant-derived insect resistance genes in transgenic tobacco plants. *Crop Protection* 9, 351-354.
- Delannay, X., LaVallee, B.J., Proksch, R.K., Fuchs, R.L., Sims, S.R., Greenplate, J.T., Marrone, P.G., Dodson, R.B., Augustine, J.J., Layton, J.G. & Fischhoff, D.A. 1989. Field performance of transgenic tomato plants expressing the *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* insect control protein. *Bio/Technology* 7:1, 265-1269.
- Feitelson, J. S., Payne, J. & Kim, L. 1992. *Bacillus thuringiensis*: insects and beyond. *Bio/Technology* 10, 271-275.
- Fischhoff, D.A., Bowdish, K.S., Perlak, F.J., Marrone, P.G., McCormick, S.M., Niedermeyer, J.G., Dean, D.A., Kusano-Kretzmer, K., Mayer, E.J., Rochester, D.E., Rogers, S.G. & Fraley, R.T. 1987. Insect tolerant transgenic tomato plants. *Bio/Technology* 5, 807-813.
- Fox, J.L. 1991. Beating bugs - B.t. resistance prompts early planning. *Bio/Technology* 9, 1319.
- Fujimoto, H., Itoh, K., Yamamoto, M., Kyozuka, J. & Shima- moto, K. 1993. Insect resistant rice generated by introduction of a modified δ-endotoxin gene of *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology* 11, 1151-1155.
- Gatehouse, A.M.R., Hilder, V.A., Powell, K., Boulter, D. & Gatehouse, J.A. 1992. Potential of plant-derived genes in the genetic manipulation of crops for insect resistance. In: *Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*, pp 221-234. Eds. S.B.J. Menken, J.H. Visser & P. Harrewijn, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- Gleddie, S. & MacLaurin, E. 1993. Improving host plant resistance to insect pests. *Abstract from the 8th Crucifer Genetics Workshop, July 21-24 1993, Saskatoon*. National Research Council, Canada.
- Hilder, V.A., Gatehouse, A.M.R., Sheerman, S.E., Barker, R.F. & Boulter, D. 1987. A novel mechanism of insect resistance engineered into tobacco. *Nature* 330, 160-163.
- Johnson, R., Narvaez, J., An, G. & Ryan, C. 1989. Expression of proteinase inhibitors I and II in transgenic tobacco plants: Effects on natural defense against *Manduca sexta* larvae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86, 9871-9875.
- Koziel, M.G., Beland, G.L., Bowman, C., Carozzi, N.B., Crenshaw, R., Crossland, L., Dawson, J., Desai, N., Hill, M., Kadwell, S., Launis, K., Lewis, K., Maddox, D., McPherson, K., Meghji, M.R., Merlin, E., Rhodes, R., Warren, G.W., Wright, M. & Evola, S.V. 1993. Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology* 11, 194-200.
- Leemans, J. 1993. Ti to tomato, tomato to market - a decade of plant biotechnology. *Bio/Technology* 11, S22-S26.
- McGaughey, W.H. 1985. Insect resistance to the biological insecticide *Bacillus thuringiensis*. *Science* 229, 193-195.
- Meeusen, R.L. & Warren, G. 1989. Insect control with genetically engineered crops. *Ann. Rev. Entomol.* 34, 373-381.
- Nilsson, C. 1985. Rapsbaggar. *Faktablad om växtskydd* 35 L. Sveriges lantbruksuniversitet.
- Perlak, F.J., Deaton, R.W., Armstrong, T.A., Fuchs, R.L., Sims, S.R., Greenplate, J.T. & Fischhoff, D.A. 1990. Insect resistant cotton plants. *Bio/Technology* 8, 939-943.
- Potrykus, I. 1991. Gene transfer to plants: assessment of published approaches and results. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 205-225.
- Powell, K.S., Gatehouse, A.M.R., Hilder, V.A. & Gatehouse, J.A. 1993. Antimetabolic effects of plant lectins and plant and fungal enzymes on the nymphal stages of two important rice pests, *Nilaparvata lugens* and *Nephrotettix cincticeps*. *Entomol. exp. appl.* 66, 119-126.
- Puttik, D.M., Barge, V., Datla, R., Pelcher, L. & Keller, W. 1993. Production of transgenic *Brassica napus* plants with a proteinase inhibitor II gene. *Abstract from the 8th Crucifer Genetics Workshop, 21-24 July 1993, Saskatoon*. National Research Council, Canada.
- Ryan, C.A. 1990. Protease inhibitors in plants: genes for improving defenses against insects and pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 28, 425-449.
- Smith, C.M. 1989. *Plant resistance to insects - a fundamental approach*. John Wiley and Sons, New York.
- Somers, D.A., Rines, H.W., Gu, W., Kaeppeler, H.F. & Bushnell, W.R. 1992. Fertile, transgenic oat plants. *Bio/Technology* 10, 1589-1594.
- Truve, E., Aaspöllu, A., Honkanen, J., Puska, R., Mehto, M., Hassi, A., Teeri, T.H., Kelve, M., Seppänen, P. & Saarma, M. 1993. Transgenic potato plants expressing mammalian 2'-5' oligoadenylate synthetase are protected from potato virus X infection under field conditions. *Bio/Technology* 11, 1048-1052.
- Vaeck, M., Reynaerts, A., Höfte, H., Jansens, S., De Beuckeleer, M., Dean, C., Zabeau, M., Van Montagu, M. & Leemans, J. 1987. Transgenic plants protected from insect attack. *Nature* 328, 33-37.
- Warren, G.W., Carozzi, N.B., Desai, N. & Koziel, M.G. 1992. Field evaluation of transgenic tobacco containing a *Bacillus thuringiensis* insecticidal protein gene. *J. Econ. Entomol.* 85, 1651-1659.
- Zambryski, P.C. 1992. Chronicles from the *Agrobacterium*-plant cell DNA transfer story. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43, 465-490.

The author

Inger Åhman is a biologist with a Ph. D. in entomology. At present she works as a resistance breeder at the plant breeding company Svalöf Weibull AB, S-268 81 Svalöv.

Åhman, I. 1993. Utnyttjande av genteknik vid resistensförädling mot insekter. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 97 - 101.

Sammanfattning

Under det senaste årtiondet har nya tekniker blivit tillgängliga vid resistensförädling mot insekter. Genom dessa kan enskilda gener förs in i växtgenomet, även sådana som tidigare varit otillgängliga genom korsningsbarriärer mellan organismerna i fråga.

Gemensamt för de gener som man på detta sätt hittills försökt utnyttja för att öka insektresistensen hos grödor är att generna kodar för proteiner som kan ha direkt insektcid verkan. Det är t.ex. proteiner som förekommer i den insektpatogena bakterien *Bacillus thuringiensis* samt proteinasinhibratorer och lektiner från olika växter.

Sådana gener har förts in i olika grödor som tobak, tomat, bomull, majs och ris. Resultat från både laboratorie- och fältförsök har visat lovande resultat i form av försämrad överlevnad och tillväxt hos viktiga skadeinsekter och minskade skador på grödorna.

I Sverige pågår nu försök att öka resistensen hos raps mot speciellt rapsbaggar med hjälp av genteknik. Toxiciteten hos proteinasinhibratorer och lektiner från potatis undersöks och raps transformeras med lovande gener.

David B. Collinge, Tomas Bryngelsson, Per L. Gregersen, Hans Thordal-Christensen and Anne Marte Tronsmo

The molecular and biochemical basis of plant disease resistance

Although much is now known about the metabolic changes which occur in plants exhibiting resistance to pathogenic organisms, little is known of the significance of individual components in resistance. We are studying barley with the aim of determining the basis of natural resistance to fungal pathogens in order to provide results useful for improving resistance in general in crop plants. We are isolating and characterizing the gene transcripts (mRNA) and proteins which accumulate in barley leaves in response to powdery mildew (*Erysiphe graminis*). The genes and products isolated are being used to study defence responses induced by this and other barley pathogens through exploiting the wealth of barley lines and mutants developed. We are also studying the effects of expressing these genes in transgenic potato and tobacco on the resistance of these plants to their pathogens.

Introduction

Disease resistance of plants is an observed outcome of the interaction between a pathogen and its potential host, and represents the physiological states of the host and pathogen in which the latter fails to establish itself. Resistance can be the result of a number of distinct mechanisms working either together or separately (see fig. 1). On the host side, these mechanisms include constitutive structural barriers (e.g. leaf cuticle) and chemical defences (e.g. certain antifungal seed proteins and secondary metabolites) as well as inducible defence responses such as the so-called pathogenesis-related (PR) proteins, antibiotics known as phytoalexins, localized cell death (the hypersensitive response - HR) and structural alterations - e.g. lignification of the cell wall (see Collinge & Slusarenko, 1987; Collinge *et al.*, 1993; Collinge *et al.*, 1994). The molecular study of the mecha-

nisms underlying natural resistance has already lead to novel strategies for producing plants with enhanced resistance to their pathogens (Lamb *et al.*, 1992). These studies primarily concern dicotyledonous species. We are studying the monocotyledonous barley with the aim of determining the basis of natural resistance to fungal pathogens in order to provide results useful for improving resistance in general in crop plants.

The *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* system

Due to its economic importance as a disease of barley throughout much of the temperate world, the interaction between barley and the powdery mildew fungus, *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* (*Egh*) has been subject to intensive research over many years. A wealth of knowledge concerning

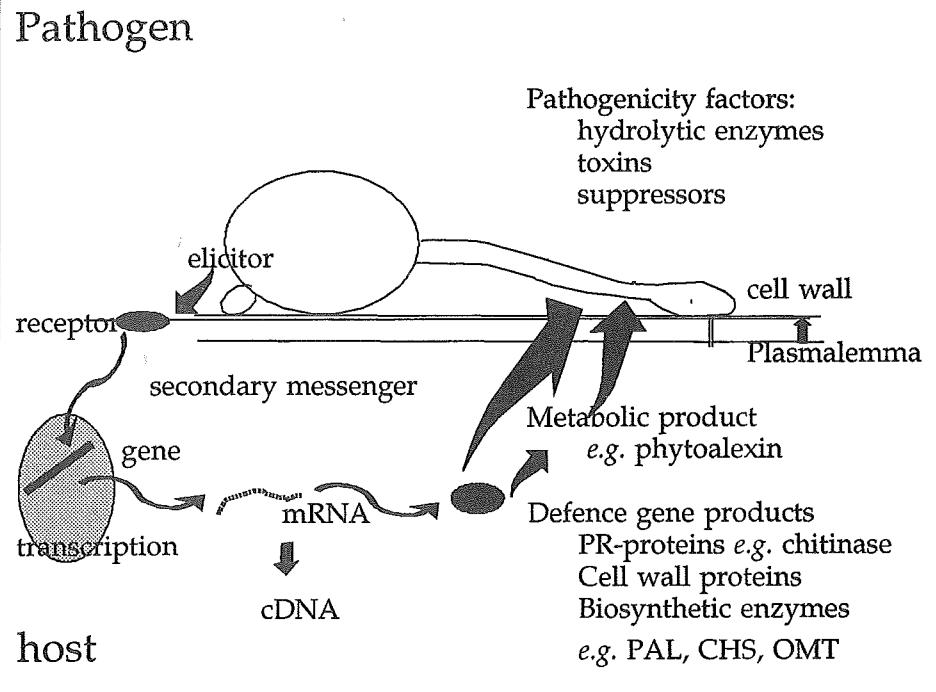


Figure 1. A model for the response of a plant to a pathogen. One or more elicitor molecules from the pathogen are independently received by the receptor in the host. This triggers an effector system which uses secondary messengers which are themselves responsible for activating the transcription of a common set of response genes, the products of which prevent a successful infection. Note that cDNAs are synthesized *in vitro* from mRNAs (the products of transcription). — Modell över hur växter reagerar vid patogenangrepp. Patogenen utsöndrar s.k. elicitorer som binder till receptorer på värdväxten. Detta startar en serie biokemiska reaktioner som leder till att gener involverade i resistensreaktionen transkriberas. Detta leder i sin tur till att proteiner och sekundära metaboliter bildas som kan stoppa infektionsförsöket.

the cytology and genetics of resistance is accessible (see Bryngelsson & Collinge, 1992). This is reflected *e.g.* in experimentally useful plant material in the form of near-isogenic lines, notably in the cultivar Pallas (Kölster *et al.*, 1986), and mutants (see Jørgensen, 1992) suitable for studying *Egh* resistance. We have chosen to combine the tools of genetics, molecular biology and biochemistry to investigate the resistance of barley to various fungal pathogens with particular emphasis on *Egh* where, depending on the specific interaction, resistance can be manifested at distinct stages of infection (see Bryngelsson & Collinge, 1992 and fig. 2). These studies aim to determine which of the physiological mechanisms induced in the plant are responsible for successful defence.

We are cataloging and characterizing the gene transcripts (at Copenhagen and Svalöv) and the proteins (at Svalöv) which accumulate as part of the inducible defence of barley against *Egh*. We are using the information and tools (in the form of cDNA clones and antisera) obtained to determine the mechanisms behind resistance to this fungus. For example, we are studying interactions governed by specific resistance genes active against different races of *Egh*, and by using mutants which suppress the phenotype of these resistance genes in order to dissect the pathways regulating the response. The tools prepared in our studies are also useful for studying the response of barley to other pathogens, and we are particularly interested in determining the basis of cold-induced resistance

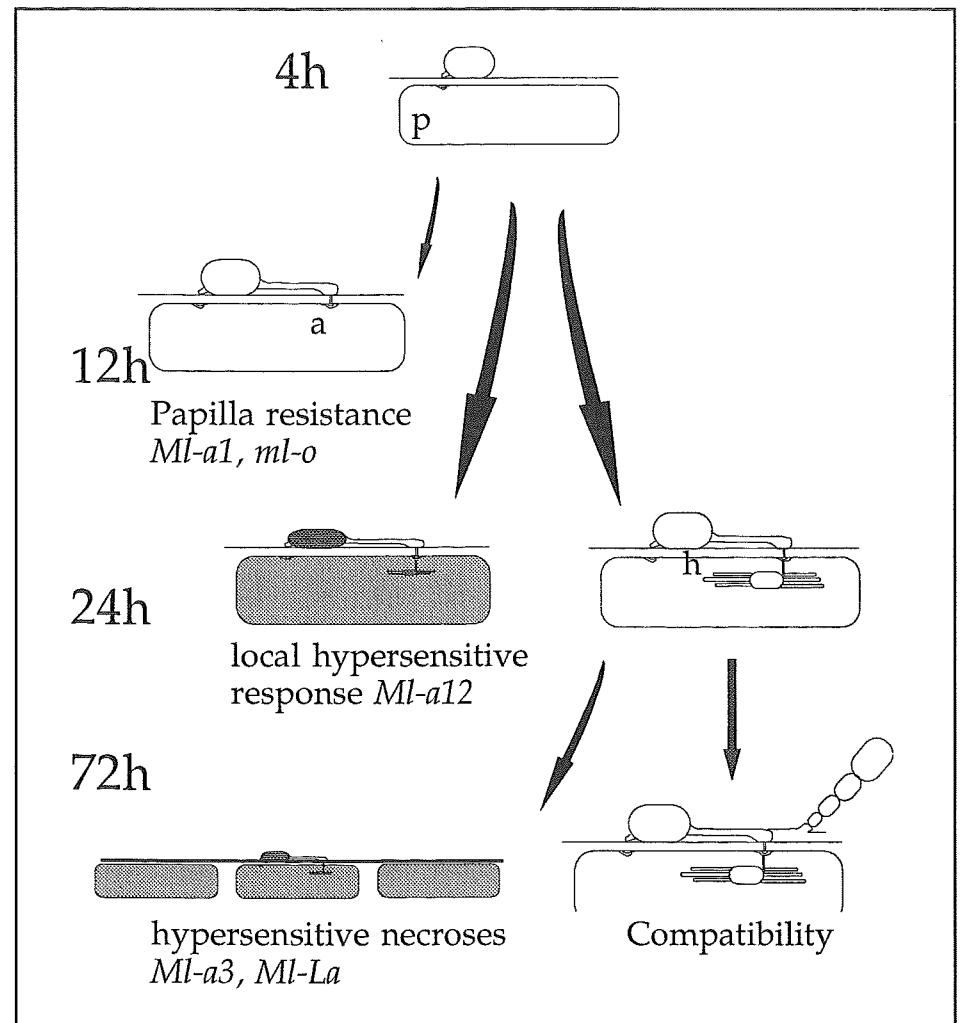


Figure 2. Idealized interaction types observed in the barley-powdery mildew interaction. At 4 hours, a primary germ tube develops from the powdery mildew conidium which induces a papilla (p) - a thickening on the adjacent inner side of the cell wall. By 12h, the appressorial germ tube (a) has attempted to penetrate the cell, and also induces a papilla. In certain genotypes e.g. the non-specific recessive *ml-o* mutation and in incompatible interactions with plants possessing the dominant race-specific gene, *Ml-a1*, resistance is manifested at the penetration stage. In other interactions (e.g. *Ml-a12*), resistance is manifested at ca. 24h as a hypersensitive interaction in single penetrated cells. In this case, the affected cell dies, preventing establishment of the fungus. More extensive multi-cell hypersensitive necroses develop in, e.g. *Ml-La* and *Ml-a3*.

Figur 2. Olika typer av interaktioner som förekommer mellan korn och mjöldagg. Efter fyra timmar utvecklas den primära gröningshyfen från konidiesporen. Därvid induceras en papilla (p) – en lokal förstärkning av cellväggen. Efter 12 timmar försöker penetrationshyfen (a) att penetrera cellväggen, vilket också leder till att en papilla bildas. Denna typ av resistens, s.k. inträngningsresistens, förekommer hos genotyper med t.ex. den recessiva *ml-o* genen eller den dominanta, rasspecifika *Ml-a1* genen. Andra genotyper, t.ex. *Ml-a12*, uttrycker resistens i form av en hypersensitivitetsreaktion (överkänslighet) efter ca 24 timmar. Vid denna interaktion dör de enskilda celler som angrips varefter också mjöldaggssvampen dör. Hos genotyper med *Ml-La* eller *Ml-a3* dör ett större antal celler och synliga nekroser uppstår.

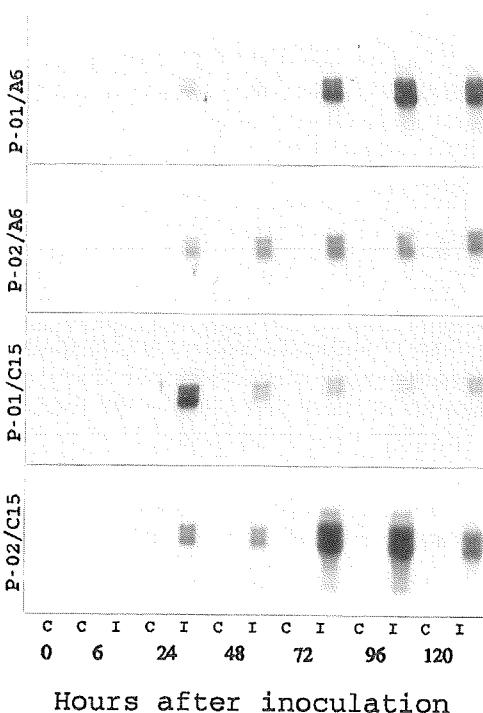


Figure 3. Northern blots illustrating the accumulation of a PR-protein transcript. Each lane carries total RNA from barley leaves harvested at specific timepoints after inoculation. After electrophoresis, the gel was blotted (imprinted) to a filter in order to immobilize the samples. Specific transcripts are found using a corresponding cDNA clone as hybridization probe, a HvPR-5 probe corresponding to protein Hv-1 was used here. Panels 1 (P-01/A6) and 4 (P-02/C15) represent compatible interactions, panel 2 (P-02/A6) represents a hypersensitive response (*Ml-a3*) and panel 3 (P-01/C15) papilla resistance (*Ml-a1*), where P-01 and 2 are Pallas lines and A6 & C15 mildew isolates differing in specific avirulence genes. – Northern blot som visar hur mängden mRNA för PR-protein ökar efter inkokulerings. I varje brunn finns RNA från kornblad som skördats vid olika tidpunkter efter inkokulering. Efter elektrofores blottades gelen över till ett membran som hybridiseras med en radioaktivt märkt cDNA-klon. P-01/A6 och P-02/C15 uppvisar kompatibel reaktion, P-02/A6 hypersensitivitetsreaktion, (*Ml-La*), och P-01/C15 papillaresistens (*Ml-a1*). P-01 och P-02 är isogena linjer till Pallas och A6 & C15 är mjöldaggsisolat med olika avirulensgener. C: kontroll; I: inkokulerad.

to snow mould (see the article by A.M. Tronsmo in this issue).

Twelve proteins which accumulate in leaves exhibiting a hypersensitive response to *Egh* have been isolated and characterized to date. cDNA libraries (which represent the gene transcribed in a particular tissue at a particular point in time) have been screened by techniques which allow the selection of clones representing genes expressed only under specific circumstances, e.g. during the defence response. About 25 accumulating transcript species (cDNA clones) have been identified to date, which can be classified in 14 gene families. In addition to several clones for which no homologous sequences have been identified, our clones represent (1) the antifungal PR-proteins (see Bryngelsson *et al.*, 1994; Collinge & Slusarenko, 1987; Collinge *et al.*, 1994), which act alone or in combination against specific types of fungal pathogen, (2) genes encoding metabolic enzymes, such as peroxidase (Thordal-Christensen *et al.*, 1992), and (3) genes encoding proteins believed to have a more mechanistic or regulatory

role. Thus, we believe that the HvGRP94 or endoplasmin protein, is involved in the process of secreting other proteins from the cell, e.g. the extracellular PR proteins or components of the papillae (Collinge *et al.*, 1994; Walther-Larsen *et al.*, 1993). The enigmatic 14-3-3 protein (Aitken *et al.*, 1992; Brandt *et al.*, 1992) may be involved in the regulation of the response and/or signal transduction.

Studies on the significance of these genes and the products primarily aim to determine whether accumulation of proteins and/or transcripts correlates with resistance. Thus, we have evidence that certain PR-proteins accumulate during the induction of cold-hardening induced resistance. Preliminary studies show that many of the transcripts accumulate in response to different pathogens (e.g. *Bipolaris sorokiniana*, *Rhynchosporium secalis*, *Pyrenophora teres*) and in related plant species, thus supporting the view that host responses to pathogens are general, i.e. defence mechanisms are universal and not tailor-made for each individual interaction.

We are using the near-isogenic Pallas lines (Kølster *et al.*, 1986), each of which possesses individual specific resistance genes active against specific races of *Egh* in order to study the expression of the different response genes (and products) in specific interaction types. Most of the clones give the expression pattern – dubbed “PR-type” – with transcript accumulation detected as early as 4h after inoculation, and dips in accumulated transcript amounts which would seem to correspond to dips in fungal activity (fig. 3). Two other expression patterns have emerged which involve only a few transcripts. Two transcripts do not accumulate at later timepoints in compatible interactions when the rate of penetration appears to be reduced; we think that these might be involved in the papilla response. Other transcripts accumulate only at late stages of the interaction. This indicates that the expression of these latter genes is perhaps symptomatic of a general stress of the plant caused by the developing disease.

The availability of mutations in barley which affect the outcome of natural interactions provides particularly powerful tools for studying the nature of the regulatory mechanisms governing resistance, and perhaps for testing the role of individual components in resistance. We have already demonstrated that the *ml-o* mutation results in a low constitutive expression of many of the response genes cloned. In a collaborative study with Paul Schultze-Lefert, Aachen, we are looking at the effects of mutations, which suppress *Ml-a12* and the original *ml-o* mutation phenotype (see fig. 2), on the accumulation of defence-related transcripts.

Perspectives

One of the ways to test critically whether individual components of the defence response have a role in resistance is to express the individual components in a plant and determine whether the transgenic plants have become more resistant to their pathogens. Although transformation of barley has been achieved, efficient systems are still being developed. We have therefore chosen to study the model solanaceous plants, tobacco and potato. In collaboration with Jørn Dalgard

Mikkelsen, Danisco Biotechnology, Copenhagen, we have now obtained plants transformed with several of our barley sequences and are currently testing whether these dicotyledonous plants exhibit enhanced resistance to their pathogens as a consequence.

We have isolated the chromosomal gene sequence corresponding to the BH6-12 cDNA which apparently include the *cis*-acting regulatory (promotor) sequences. We are studying the regulation of this gene which appears to be specifically induced by fungi and not *e.g.* wounding. If confirmed, this inducible promotor will be useful for pathogen regulation of foreign genes encoding, for example, antifungal proteins in transgenic cereals, thereby providing a precise means for producing resistant barley.

Acknowledgments

We are grateful to the Nordic Council of Ministers through “*Nordisk Kontaktorgan for Jordbrug*” for their continued support for this project, to the Danish, Norwegian and Swedish agricultural sciences research councils (SJVF, NLVF and SJFR, respectively) for support and to our numerous current and ex-colleagues for providing many of the results alluded to prior to publication; from Copenhagen: Claus H. Andersen, Jakob Brandt, Bine Bjerregaard, Anders Christensen, Jeanett Christiansen, Tina Lautrup Haar, Jesper Hildebrandt-Eriksen, Hans J. Lyngs Jørgensen, Kenneth Madriz-Ordeñana, Hira K. Manandhar, Michael Næsby, Jens Sommer-Knudsen, V. Smedegaard, Knud Vad, Wei Yangdou, Haidee Walther-Larsen and Lene Wyke. From Svalöv: Britt Grén, PeO Gummesson and Mats Gustafsson, and from Ås: Linda Hjeljord, Hans Holme, Thomas Sandal, and Sidsel Tangerås.

References

- Aitken, A., Collinge, D.B., van Heusden, G.P.H., Isobe, T., Roseboom, P.H., Rosenfeld, G. & Soll, J. 1992. 14-3-3 proteins: A highly conserved widespread family of eukaryotic proteins. *Trends in Biochemical Sciences* 17, 498-500.
- Brandt, J., Thordal-Christensen, H., Vad, K., Gregersen, P.L. & Collinge, D.B. 1992. A pathogen-induced gene of barley encodes a protein showing high similarity to a protein kinase regulator. *The Plant Journal* 2, 815-820.
- Bryngelsson, T. & Collinge, D.B. 1992. Biochemical and molecular analyses of the response of barley to infection by powdery mildew. In *Barley: Genetics, Molecular Biology and Biotechnology*. pp.459-480. Ed. P.R. Shewry. C.A.B. International, Wallingford.
- Bryngelsson, T., Sommer-Knudsen, J., Gregersen, P.L., Collinge, D.B., Ek, B. & Thordal-Christensen, H. 1994. Purification, characterization and molecular cloning of basic PR-1-type pathogenesis related proteins from barley. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 7, 267-275.
- Collinge, D.B., Gregersen, P.L. & Thordal-Christensen, H. 1994. The induction of gene expression in response to pathogenic microbes. In *Mechanisms of Plant Growth and Improved Productivity: Modern Approaches and Perspectives*, Ed. A.S. Basra. Marcel Dekker, New York, *in press*.
- Collinge, D.B., Kragh, K.M., Mikkelsen, J.D., Nielsen, K.K., Rasmussen, U. & Vad, K. 1993. Plant chitinases. *The Plant Journal* 3, 31-40.
- Collinge, D.B. & Slusarenko, A.J. 1987. Review: Plant gene expression in response to pathogens. *Plant Molecular Biology* 9, 389-410.
- Jørgensen, J.H. 1992. Sources and genetics of resistance to fungal pathogens. In *Barley: Genetics, Molecular Biology and Biotechnology*. pp.441-457. Ed. P.R. Shewry. C.A.B. International, Wallingford.
- Kølster, P., Munk, L., Stølen, O. & Løhde, J. 1986. Near-isogenic barley lines with genes for resistance to powdery mildew. *Crop Science* 26, 903-907.
- Lamb, C.J., Ryals, J.A., Ward, E.R. & Dixon, R.A. 1992. Emerging strategies for enhancing crop resistance to microbial pathogens. *BioTechnology* 10, 1436-1445.
- Thordal-Christensen, H., Brandt, J., Cho, B.H., Rasmussen, S.K., Gregersen, P.L., Smedegaard-Petersen, V. & Collinge, D.B. 1992. cDNA cloning and characterization of two barley peroxidase transcripts induced differential by the powdery mildew fungus *Erysiphe graminis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 40, 395-409.
- Walther-Larsen, H., Brandt, J., Collinge, D.B. & Thordal-Christensen, H. 1993. A pathogen-induced gene of barley encodes a HSP90 homologue showing striking similarity to vertebrate forms resident in the endoplasmic reticulum. *Plant Molecular Biology* 21, 1097-1108.

The authors

David B. Collinge (Associate Professor), Per Gregersen and Hans Thordal-Christensen (Senior Research Scientists) are at the Department of Plant Biology, Royal Veterinary and Agricultural University, Thorvaldsensvej 40, DK-1871 Frederiksberg C, Copenhagen, Denmark (telephone: +45 35 28 33 56, telefax: +45 35 28 33 10). Tomas Bryngelsson is Associate Professor at the Department of Plant Breeding Research, The Swedish University of Agricultural Sciences, S-268 31 Svalöv, Sweden (telephone: +46 41 86 70 75, telefax: +46 41 86 70 81), and Anne Marte Tronsmo is Associate Professor at the Norwegian Plant Protection Institute, Box 70, N-1432 Ås-NLH, Norway (telephone: +47 64 94 92 56, telefax: +47 64 94 92 26).

Collinge, D.B., Bryngelsson, T., Gregersen, P.L., Thordal-Christensen, H. & Tronsmo, A.M. 1993. Studier av växtens resistensreaktion på molekylär och biokemisk nivå. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 102 – 107.

Sammanfattning

Detta sammordnade projekt syftar till att undersöka växtens försvarsmekanismer mot svamppatogener på molekylär och biokemisk nivå. Som modellsystem har vi valt interaktionen mellan korn och mjöldagg (*Erysiphe graminis* f. sp *hordei*) eftersom denna interaktion är mycket välutforskat, både patologiskt och genetiskt. Vi har isolerat och karakteriserat proteiner och cDNA-kloner som induceras vid resistensreaktionen. Flera har kunnat tillskrivas troliga biokemiska funktioner efter jämförelse av partiella protein- och nukleotidsekvenser med databaser. Transkriptionen av dessa gener och ackumulering av de inducerade proteinerna har studerats i isogena kornlinjer, som har olika resistensgener mot mjöldagg i samma genetiska bakgrund. Transgena potatis- och tobaksplantor har framställts och för närvarande pågår tester för att undersöka om de har förbättrad resistens mot svamppatogener.

Mats Gustafsson

Angrepp av *Bipolaris sorokiniana* på korn – ett modellsystem för interaktionsstudier

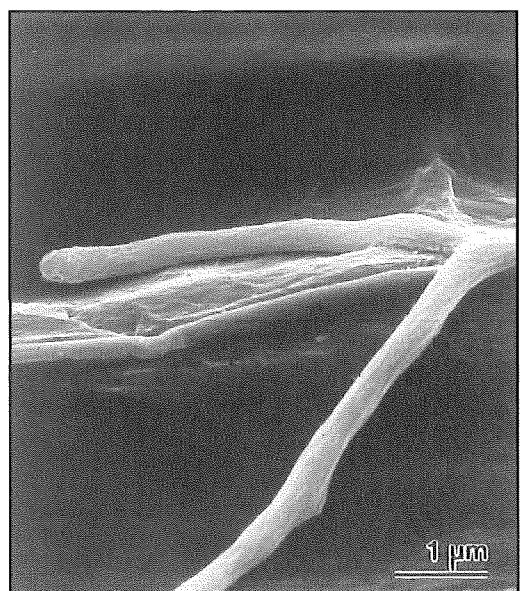
Under senare år har angrepp av *Bipolaris sorokiniana* blivit allt vanligare och allvarligare i kornfält inom vissa delar av Sverige. En ökad kunskap om infektionsförlopp, isolatdifferentiering och värdväxtens förmåga att motstå angrepp är en förutsättning för att vi framgångsrikt skall kunna bemästra denna kornparasit.

Bipolaris sorokiniana (Sacc.) Shoem., teleomorf *Cochliobolus sativus* (Ito & Kurib.) Drechs. är en svamp som angriper olika gräsarter, framförallt korn och vete. Som parasit är den ganska ospecialiserad då den framgångsrikt kan angripa såväl rot som blad och dessutom vara fröburen. Den bildar och avger toxiner, som dödar värdväxtcellerna. Ur dessa döda celler hämtar sedan svampen sin näring – den är med andra ord nekrotrof. Dessa och andra egenskaper har gjort värdväxt/parasit-paret utomordentligt väl lämpat för att studera olika interaktionsfenomen som infektionsförlopp, toxinbildning och toxinets roll i sjukdomsutvecklingen (patogenesen), variation i angreppsformåga (virulens/aggressivitet) och växtens svar på angrepp (resistens).

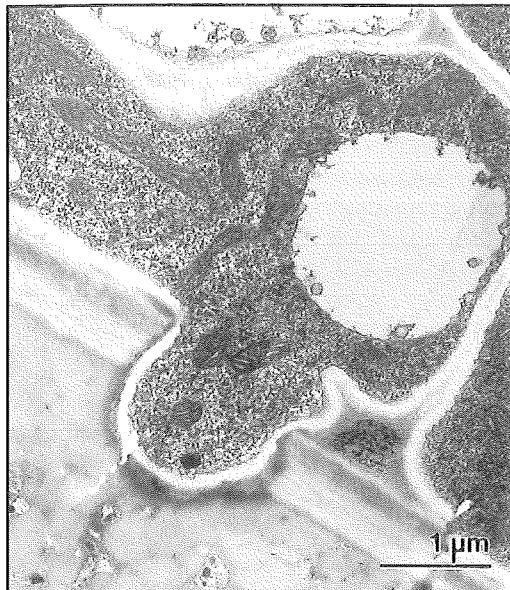
I ett samarbetsprojekt mellan främst institutionen för växtförädling, SLU (Mats Gustafsson, Erland Liljeroth), institutionen för ekologisk mikrobiologi (Hans-Börje Jansson, Helena Carlsson) och institutionen för ekologisk kemi (Göran Odham) vid Lunds Universitet har olika sidor av detta sampsökt undersökts. Några av dessa resultat kommer att redovisas nedan.

Infektionsförlopp

I projektet har vi framför allt studerat infektionsförloppet i rötter av olika kornsorter (Carlson



Figur 1. Hyf av *Bipolaris sorokiniana* växande på kornrot. SEM. – Hypha of *Bipolaris sorokiniana* growing on a barley root. SEM. Foto: Unna Stenram, SLU.



Figur 2. Hyf av *Bipolaris sorokiniana* som penetrerar en cellvägg i cortex av en kornrot. TEM. – A hypha of *Bipolaris sorokiniana* penetrating a cortical cell wall of a barley root. TEM. Foto: Unna Stenram, SLU.

epidermis och de yttersta cellagren av cortex medan kolonisering av själva cortex sker intercellulärt, det vill säga i hålrum mellan cellerna. Emellertid växer hyferna i cortex nästan alltid utmed och på utsidan av cellväggarna. Vanliga reaktioner hos värdceller, som ligger strax framför hyffronten, är att cellmembranet (plasmalemma) lossnar från cellväggen och att värdväxtens cellkärnor och mitokondrier degenererar. Andra vanliga värdväxtreaktioner på angrepp av *Bipolaris* är förtjockning av cellväggar och deposition av elektronrött material (kallos) runt hyferna.

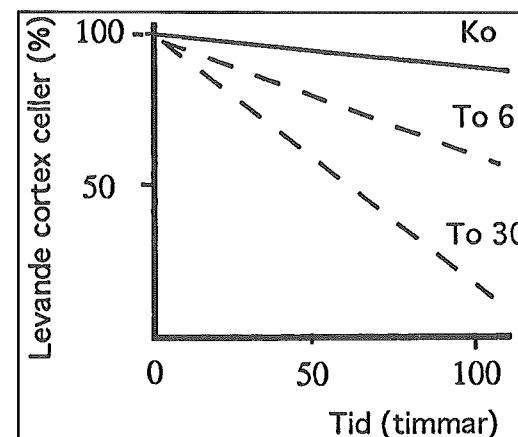
Toxinets roll under infektionsförloppet

Bipolaris sorokiniana bildar flera mer eller mindre fytotoxiska substanser. Upprepade undersökningar visar att det mest toxiska ämnet utgörs av prehelminthosporol (Carlsson *et al.*, 1991 b), som är en lågmolekylär ($M=236$) sesquiterpenliknande aldehyd (Olsson, 1988). Göran Odhams grupp har med stor framgång renat upp detta toxin ur kulturfiltrat.

Undersökningar av infektionsförloppet indikerar att *Bipolaris*-toxinet på ett eller annat sätt påverkar de närliggande värdcellernas membran med celldöd som följd. Om och när en sådan påverkan sker förlorar membranen sin regulatoriska förmåga, exempelvis avseende jontransport, enzymaktivitet och protonpumpning, och då sker ett läckage av metaboliter ut ur cellerna. Denna hypotes har testats på olika sätt genom att utsätta kornrötter för olika koncentrationer av upprenat prehelminthosporol.

Toxinets effekt på rotcellavdödning

Avdödning av rotceller (RCD) är en normal och vanlig process hos stråsäd och andra gräs (Henry & Deacon, 1981). Gillespie & Deacon (1988) utarbetade en metod att odla levande rotbitar på agar och denna teknik har Erland Liljeroth (1993) utnyttjat för att studera toxinets effekter på RCD. Resultaten (figur 3) visar att prehelminthosporol ökar rotcellavdödningen och vid en koncentration av 30 µg/ml eller högre är skillnaden mellan behandlade och obehandlade rötter signifikant. Det finns också signifikanta skillnader ($P<0.001$) mellan olika kornsorters reaktion på toxinet, men däremot ingen korrelation med graden av "fältresistens". Liljeroth har också visat att rötter som



Figur 3. Celldöd (RCD) i kornrötter behandlade med 6 µg/ml (To 6) och 30 µg/ml (To 30) upprenat toxin jämfört med obehandlad kontroll (Ko). – Root cortical cell death in barley plants treated with 6 µg/ml (To 6) and 30 µg/ml (To 30) purified toxin (prehelminthosporol) compared to control plants (Ko).

infekterats med *Bipolaris* har en snabbare cellavdödning än oinfekterade rötter, det vill säga samma reaktion som med upprenat toxin.

Exudation av cellmetaboliter

Ett normalt fenomen hos rötter är exudation och läckage av metaboliter till omgivande substrat (jord). I levande rotceller bildas ATP, men detta ämne exuderas normalt inte ut genom rötterna. Om plasmamembranets funktion är störd, så kan emellertid ATP läcka ut i hålrummen mellan cellerna och vidare ut genom roten. Om prehelminthosporol försorsakar någon typ av skada på membranen kan man förvänta sig en momentan och kraftig exudation av ATP. Detta har testats på intakta plantor och resultaten redovisas översiktligt i figur 4. Läckaget av ATP ökar med behandlingstiden och med toxinkoncentrationen (Liljeberth *et al.*, 1993). Tre olika kornsorter har undersökts men dessa visar inga större skillnader i reaktion.

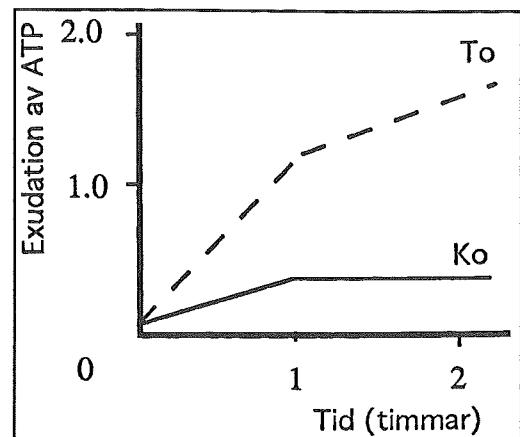
Toxinets effekt på plasmamembran

Fungerande plasmamembran kan isoleras med hjälp av olika biokemiska metoder (Larsson *et al.*,

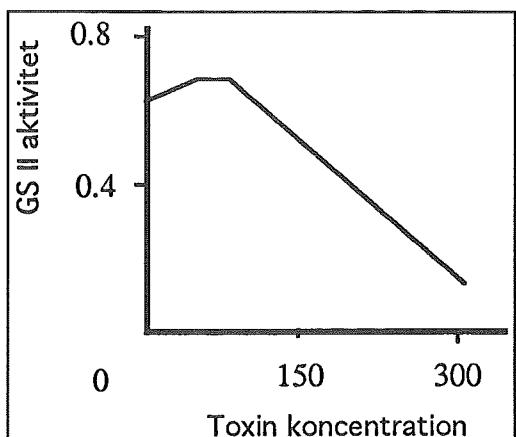
1987). Dessa membranblåsor (vesiklar) kan sedan användas för att testa olika fytotoxins inverkan på enzym och funktioner lokaliseraade till plasmalemma. Olbe *et al.* (1993) har undersökt prehelminthosporols inverkan på livsviktiga funktioner lokaliseraade till membranet, nämligen protonpumpning, ATP-hydrolysis, transport av kalciumjoner och bildning av enzymet 1,3 β -glucansyntetas.

Effekten på 1,3 β -glucansyntetas (GSII) och protonpumpningen visas schematiskt i figurerna 5 och 6. Resultaten kan sammanfattas på följande sätt: Den inhiberande verkan av toxinet på GSII-aktiviteten är ytterst intressant, då detta enzym är nyckelezym vid bildning av kallos. I andra sammanhang har det visats att kallos induceras i samband med värväxtens resistensreaktioner. Protonpumpning minskar kraftigt och vid en toxinkoncentration av 300 μM har 80 % av aktiviteten försunnit. Liknande resultat har också erhållits för ATPas-aktivitet och transport av Ca^{2+} joner.

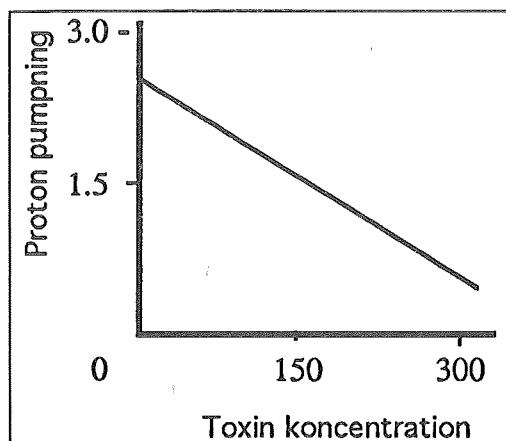
Det är således ganska klart att *Bipolaris*-toxinet prehelminthosporol påverkar plasmamembranets reglerande funktioner, vilket ofta leder till dege-



Figur 4. Läckage av ATP (g ATP/g rot) i kornrötter som växer i normal mineralnäringlösning (Ko) och med tillsats av 60 $\mu\text{g}/\text{ml}$ upprenat toxin (To). – Exudation of ATP (g ATP/g root) from barley roots which have been growing in ordinary nutrient liquid solution (Ko) and with 60 $\mu\text{g}/\text{ml}$ purified toxin added (To).



Figur 5. Glukansyntetasaktivitet (GS II, $\mu\text{mol min}^{-1}$) i plasmamembran som behandlats med toxin av olika koncentration (μM). – Activity of glucan synthetase in plasma membrane vesicles, isolated from barley roots, treated with toxin of various concentrations (μM).



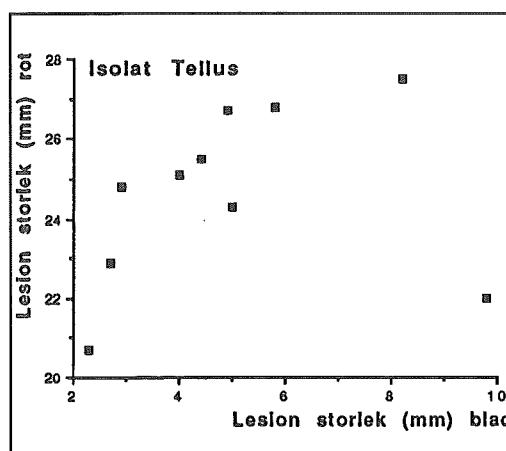
Figur 6. Protonpumping i plasmamembranvesiklar, som behandlats med toxin av olika koncentration (μM). – Proton pumping in plasmamembrane vesicles, isolated from barley roots, treated with toxin of various concentrations (μM).

neration av organeller och celldöd. Samtidigt läcker kolhydrater, protein och andra metaboliter ut i hålrummen mellan cellerna - det vill säga ”näring” till de där växande svamphyferna. Toxin-känsligheten hos olika kornsorter tycks vara ungefärlig lika stor och ingen direkt korrelation med ”fältresistens” förekommer.

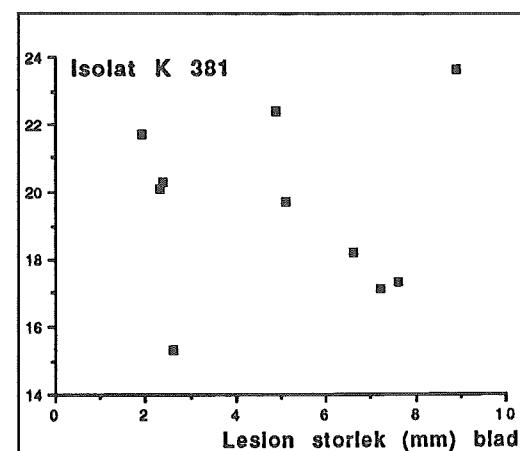
Resistens/mottaglighet i blad- och rotvävnad

För att undersöka skillnader i resistens/mottaglighet hos värväxten och i aggressivitet/virulens hos svampen valdes ett testsystem bestående av tio kornsorter, med enligt uppgift olika reaktion, och nio isolat från olika delar av världen (Sverige, USA, Kanada och Thailand). Både blad- och rotresistens testades med samma isolat, inokulum-mängd hölls konstant och fläckarnas storlek (lesionsstorlek) avlästes efter 3, 5 och 7 dagar. Lesionsstorleken är förmodligen ett bra mått på hyfttillväxten i värvävnaden och ju större lesion desto mer mottaglig är sorten. Resultaten angående graden av rotinfektion är under bearbetning men klart är att det råder signifikanta skillnader mellan olika sorter avseende resistens/mottaglighet, liksom mellan olika isolat avseende aggressivitet/virulens. Däremot är sort/isolat-samspel obetydligt.

Sambandet mellan infektionens utveckling i rot respektive blad visas i figur 7, där samma tio sorter har testats mot isolaten Tellus och K 381. Visserligen finns det någon enstaka kornsort som är resistent eller mottaglig både i rot och blad, men på det hela taget är sambandet mellan symptombilden i rot och blad litet. Preliminära statis-



Figur 7. Tio kornsorter infekterade med två isolat av *Bipolaris sorokiniana*. Infektionens förlopp studerades i både blad och rot och sjukdomssymptomen (lesionsstorlek) avlästes efter sju dagar. – Ten barley lines inoculated with two isolates of *Bipolaris sorokiniana*. The infection was studied in roots as well as in leaves and the lesion size was assessed seven days after inoculation.



tiska beräkningar (Spearman) ger en korrelationskoefficient på 0.44 respektive -0.139, det vill säga inget starkare samband. Detta kan i sin tur betyda att infektionsförlopp och/eller resistensmekanismer är olika i rot- och bladvävnad. Det framgår också av resultaten att värdens reaktion på angrepp är av kvantitativ natur och inte alls liknar den "antingen/eller"- reaktion som är så typisk för obligata parasiter, exempelvis kornmjöldagg.

En nödvändighet om man närmare vill undersöka och förstå resistensmekanismer är att kunna kvantifiera infektionen i vävnader hos resistenta och mottagliga kornsorter. För detta ändamål har E. Liljeroth och I. Fransson-Almgren utvecklat två oberoende biokemiska metoder för att mäta tillväxt hos hyfer av *Bipolaris* i blad- och rotvävnad. I ett jämförande försök vill vi undersöka etablering, tillväxt och utbredning av hyfer i resistenta respektive mottagliga sorter.

Min förhoppning är att dessa undersökningar inte bara skall öka vår kunskap om nekrofota svampars samspel med sin värväxt utan också att denna information skall hjälpa växtförädarna att genom resistensförädling minimera effekterna av *Bipolaris*-angrepp i korn.

Litteratur

- Carlson, H., Stenram, U., Gustafsson, M. & Jansson, H-B. 1991a. Electron microscopy of barley root infection by the fungal pathogen *Bipolaris sorokiniana*. *Can. J. Bot.* 69, 2724-2731.
- Carlson, H., Nilsson, P., Jansson, H-B. & Odham, G. 1991b. Characterization and determination of prehelminthosporol, a toxin from the plant pathogenic fungus *Bipolaris sorokiniana*, using liquid chromatography and mass spectrometry. *J. Microbiological Methods* 13, 259-269.
- Gillespie, I.M.M. & Deacon, J.W. 1988. Effects of mineral nutrients on senescence of the cortex of wheat roots and root pieces. *Soil. Biol. Biochem.* 20:4, 525-531.
- Henry, C.M. & Deacon, J.W. 1981. Natural (non-pathogenic) death of the cortex of wheat and barley seminal roots, as evidenced by nuclear staining with acridine orange. *P. Soil* 60, 255-274.
- Larsson, C., Widell, S., & Kjellbom, P. 1987. Preparation of high-purity plasma membranes. *Methods Enzymol.* 148, 558-568.
- Liljeroth, E., Fransson-Almgren, I. & Gustafsson, M. 1993. Effect of prehelminthosporol, a phytotoxin produced by *Bipolaris sorokiniana*, on barley roots (submitted).
- Olbe, M., Sommarin, M., Gustafsson, M. & Lundborg, T. 1993. Effect of the pathogen toxin prehelminthosporol on activities in root plasma membrane from barley (submitted).
- Olsson, G. 1998. Isolation and mass spectrometric characterization of the toxins helminthosporol and helminthosporol from *Cochliobolus sativus* (Ito & Kurib.) Drechs. Project in Chemical Ecology and Ecotoxicology. Lund.

Författaren

Mats Gustafsson är fil. dr. och forskningsledare vid Institutionen för växtförädling, SLU, i Svalöv. Med förflutet som resistensförädlares av trädgårdsväxter är det naturligt att hans huvudsakliga forskningsområde är olika aspekter på samspelet mellan parasiter och deras värväxter.

Gustafsson, M. 1993. Barley infected by *Bipolaris sorokiniana* - a model system for studies of host - parasite interactions. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 108 – 113.

Abstract

The plant pathogenic fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc. in Sorok.) Shoem. is a severe parasite on wheat and barley. It may cause seedling blight, leaf-spots and root rot depending on the host tissue invaded. The interactions between barley and *Bipolaris sorokiniana* have been studied in a joint research program including scientists from the University of Lund, the Swedish University of Agricultural Sciences and Svalöf AB. An electron microscopic study of infected barley roots has shown that the fungal hyphae predominantly grow intercellularly in the cortex. Infection induced changes, commonly seen in host cells, are separation of plasmalemma from the cell wall and degeneration of nuclei and organelles.

B. sorokiniana produces several related phytotoxins. Prehelminthosporol constitutes the main toxic compound and much effort has been made to purify and isolate this toxin. The role of prehelminthosporol in pathogenesis has been investigated. The results clearly indicate that the toxin interferes with enzyme activities in the host plasma membranes and affect e.g. the synthesis of 1,3 β -glucan as well as proton pumping and ATP dependant Ca^{2+} transport. All these enzyme activities are vital for plant cell survival. High concentrations of the toxin will result in cell death and increased exudation of cell metabolites to the intercellular space and out of the roots.

Interaction studies further reveal that isolates differ in aggressiveness, that significant differences in root resistance exist between barley varieties, and that no specific genotype/isolate interaction occurs. In this project, one of the most interesting results is the relation between root and leaf resistance. Leaves and roots of ten barley varieties have been inoculated with nine different isolates and the results indicate that little or no correlation exists. Some varieties may have good root resistance but poor leaf resistance, others an opposite reaction, which may indicate that in barley the resistance responses are tissue specific.

Mogens S. Hovmöller

Prediction of durability of race-specific powdery mildew resistance in barley

The patterns of changes in genetic composition of a pathogen population determine, to a large extent, the durability of resistance in the host. In this paper, the durability of race-specific powdery mildew resistance in barley is analysed through a model study, where the host varieties within a specific area subsequently replace each other during time, and where a fungicide is applied on a specific variety, which has become much diseased after it has been grown in several successive years.

The results show that selection for one virulence gene may result in decline in frequency of another virulence gene, even in a case with no direct selection against "unnecessary" virulence genes. The size of the decline in frequency of a specific gene depends on the present selection forces, as well as selection forces in the past. It is shown that a fungicide treatment of a specific variety has a large impact on the population dynamics, e.g. the durability of host resistance in one variety may decrease as a result of fungicide application on another variety. The results demonstrate the complexity of patterns of changes in the genetic composition of a pathogen population, and thereby the difficulties of predicting the durability of disease resistance in nature.

Introduction

Barley powdery mildew is caused by the fungus *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*, which reproduces asexually on host varieties throughout the year in most barley regions (Jørgensen 1988). It possesses a number of virulence and avirulence genes. In general, these are matched by resistance genes in the host cultivars in a 'gene-for-gene' relationship. When different barley varieties possessing different powdery mildew resistance genes are grown, direct selection leads to genetically different field-specific powdery mildew sub-populations. A mixture of spores from these sub-populations constitutes the aerial population, which is the source for

new mildew infections when a new barley crop emerges. The genetic composition of the aerial population has thereby a large impact on the efficiency of disease control by host resistance on the new barley crops (Wolfe 1984, Munk *et al.* 1991).

The growth of specific barley varieties on large areas results in a strong selection for genotypes in the pathogen population with virulence matching the resistance genes in these varieties. The increasing frequency of virulence genes increases the disease severity on such varieties, and the control of powdery mildew may then rely on the use of fungicides (Wolfe 1984).

Varieties showing high disease severity are often withdrawn from the growth area in order to reduce the use of fungicides, to ensure a high grain quality and to increase yield stability. It has been observed that withdrawal of varieties with a specific resistance gene, has lead to a decrease in the frequency of the corresponding virulence gene in the pathogen, which is then designated as "unnecessary" (Wolfe 1984, Munk *et al.* 1991). The fate of such "unnecessary" virulence genes influences the possibility of a successful recycling of resistance genes.

Models have been developed to improve the understanding of genetic changes in the composition of powdery mildew populations (Barrett 1980, Wolfe *et al.* 1983, Østergård & Hovmöller 1991). In the present paper, the durability of race-specific powdery mildew resistance was studied using a model system, where host varieties were subsequently replaced, and where a fungicide was applied on the most diseased variety in the system. Such a scenario has been common in many agricultural areas in Europe within the last two decades.

The analysis was performed by simulations based on the models developed by Østergård and Hovmöller (1991) and Hovmöller *et al.* (1993), and here, an additional parameter describing the effect of fungicide application on specific host varieties was introduced.

The model

Three resistance genes *Mlx*, *Mly*, and *Mlz*, are present in barley varieties grown within a certain geographical area. The three corresponding virulence loci in the pathogen each have two genes designated V_l (virulence) and A_l (avirulence), $l = x, y$, or x . Thus, there are 8 ($2 \times 2 \times 2$) possible gene combinations, i.e. pathogen genotypes. The model contains four variables, f_i , u_{ij} , v_j and s_j , which are defined as follows:

f_i The frequency of the three-locus genotype i in a specific generation of the aerial mildew population.

u_{ij} The probability that genotype i is established on host variety j , where $i = 1, \dots, 8$ and $j = 1, \dots, 4$ (four host varieties are grown). In the present case $u_{ij} = 1$ or 0 depending on whether spores of genotype i are capable of reproducing on variety j (virulent) or not (avirulent).

v_j The probability of survival of successful infections on host variety j . In the present case, $v_j = 0$ or 1 depending on whether a specific fungicide is applied on variety j or not.

s_j The relative area of variety j within the considered barley area.

The genotypic frequencies f'_i , in the new population of airborne spores, i.e. the generation after selection on host varieties, can then be expressed as:

$$f'_i = f_i \times [\sum_j u_{ij} \times v_j \times s_j] / w,$$

where w is a normalizing factor defined such that $\sum_i f'_i = 1$ (Hovmöller *et al.* 1993).

In the following numerical example, it is assumed that selection takes place when the aerial population is distributed on the newly emerged host varieties, and that the following cycles of asexual reproduction on each host variety do not lead to additional selection for virulence.

Results

A numerical example is considered, where the varieties A (*Mlx*), B (*Mly*), C (*Mlz*), and D (*none*), subsequently replace each other during a 12 year period (fig. 1). Two situations are analysed, *i*) no fungicides applied on varieties, and *ii*) fungicide application on variety B in year 9, 10 and 11, in which this variety is expected to be much diseased.

The case with no fungicide application is considered first. Only variety D with no resistance gene is grown. The frequencies of the three virulence genes V_x , V_y , and V_z equal 2% in the initial

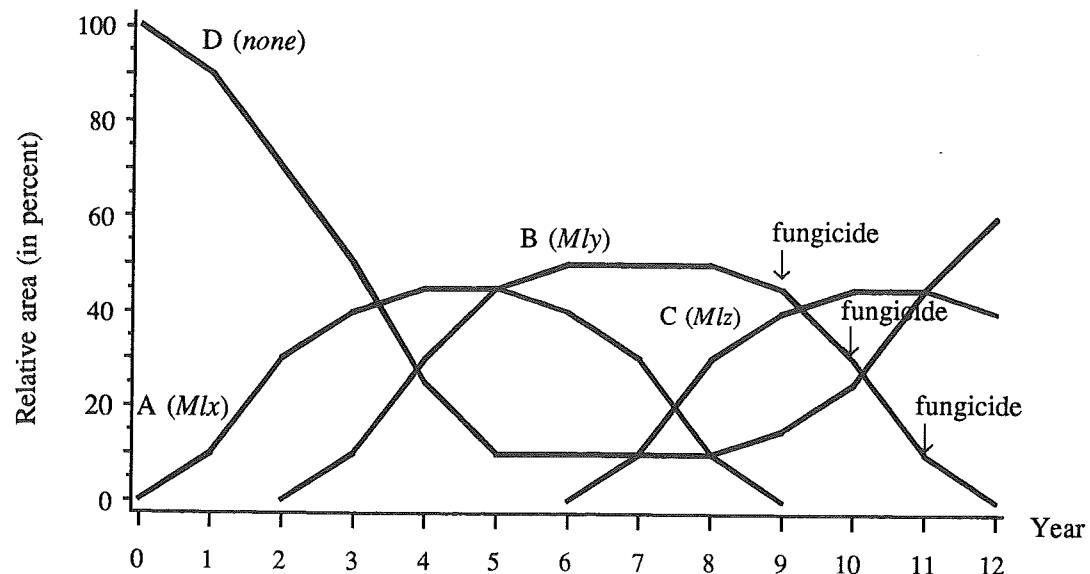


Figure 1. Relative area of four barley varieties (resistance genes in parenthesis) grown in a hypothetical region. Fungicide may be applied on variety B in year 9, 10 and 11 (further explanation, see text). – *Relativt areal af fire bygsorter (med dugresistensgener i parentes) der blev dyrket i et givet geografisk område. I et tilfælde blev der ikke anvendt fungicider, medens der i et andet tilfælde blev anvendt et effektivt virkende fungicid på sort B i år 9, 10 og 11 (se tekster for yderligere forklaring).*

pathogen population, and the frequencies of the 8 three-locus genotypes equal the product of the single gene frequencies, i.e. no gametic disequilibrium exists.

In year 1 variety A is introduced on 10% of the barley area. At the end of the growth season in year 1, the frequency of V_x in the aerial population has increased to 2.2%, which is calculated based on the changing genotypic frequencies according to the model. In the following years, the relative area of variety A increases up to 45 % (year 4 and 5), after which it gradually declines to zero. The frequency of the corresponding virulence gene, V_x , increases up to 66% in year 7, but decreases again to about 38% when variety A is withdrawn from the area (fig. 2).

Variety B is introduced in year 3 and at maximum is grown on a slightly larger area than variety A, which suggests that the gene frequency

of V_y should increase to a higher level than for V_x . According to figure 2, the frequency of V_y increases up to 94%, and it remains at a high frequency even in year 12, when variety B is withdrawn from the area.

Variety C is introduced after year 6, and has the same pattern of distribution as variety A, but displaced six years in time. The pattern of change in frequency of V_z is, however, much slower than that of V_x .

In the second case, a fungicide is applied on variety B (*Mly*) in year 9, 10, and 11. The population dynamics in the two cases are identical until year 9, after which the patterns of changes are different for all three virulence genes (fig. 2). The decrease in frequency of V_x in the aerial population after variety A is withdrawn, is less pronounced here compared to the case without fungicide application on variety B. The increase

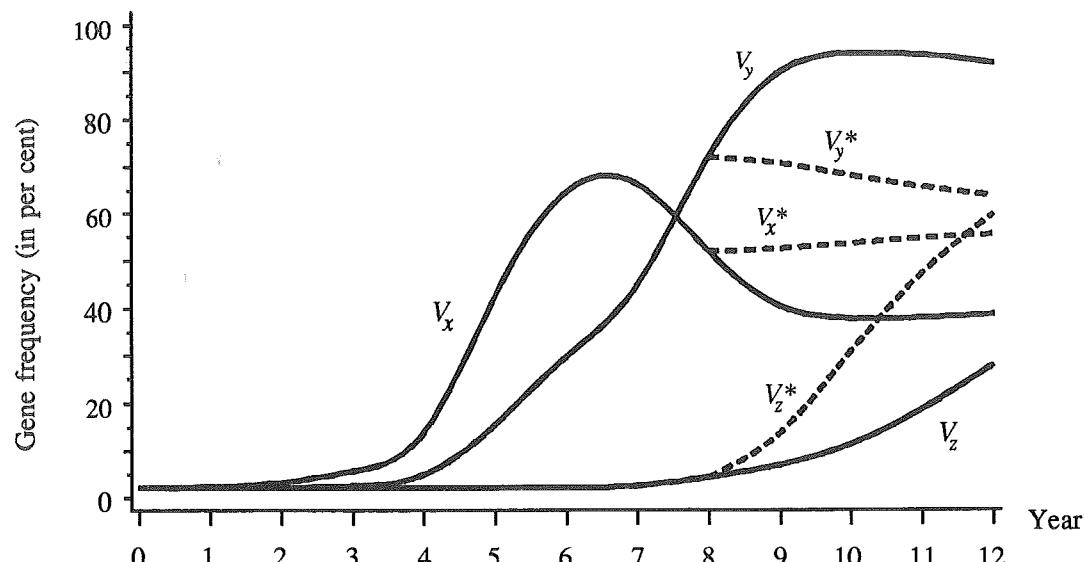


Figure 2. Changes in virulence gene frequencies in the aerial mildew population present in the barley region described in Fig. 1. Solid lines represent population dynamics where no fungicide is used (case i), and dotted lines (and gene symbols with asterisk) represent dynamics after fungicide treatment of variety B in year 9, 10 and 11 (case ii). – *Ændringer i virulensgenfrekvenser i en luftbåren meldugpopulation i et område med sortsfordeling som vist i Fig. 1. Fuldt optrukne linier repræsenterer populationsynamik i det tilfælde, hvor der ikke anvendes fungicider på sorterne, medens de stippled linier (og gensymboler med stjerne) repræsenterer dynamikken i situationen, hvor sort B behandles med fungicid i år 9, 10 og 11.*

in frequency of V_y stops immediately after fungicide treatment of variety B, and in the following years, the frequency decreases to about 62%. The rate of increase in frequency of V_z , matching resistance gene *Mlz* in variety C, is much larger after fungicide treatment of variety B, compared to the situation without fungicide treatment.

Discussion

The durability of race-specific host resistance genes, i.e. the time period in which they provide satisfactory disease control, is determined by the patterns of changes of virulence gene- and genotype frequencies in the pathogen population (Johnson 1984). In the present study, such changes were modeled under the influence of the time of

introduction of varieties possessing different host resistance genes, the relative area on which these varieties were grown as well as the relative area of varieties without resistance genes, and the use of a fungicide on a specific variety.

The results demonstrated a decrease in frequency of a specific virulence gene, which coincided with a decrease in the relative area on which the variety with the matching resistance gene was grown. Similar observations in nature have been interpreted as a decrease in fitness of powdery mildew individuals possessing virulence genes being 'unnecessary' for growth and reproduction on specific varieties (Van der Plank 1968). For example, in this study virulence gene V_x is 'unnecessary' for reproduction on variety B (*Mly*), C (*Mlz*) and D (*none*). However, the decreasing gene frequencies in the present example cannot

be explained by direct selection against 'unnecessary' virulence genes, as in the model there are no fitness costs for such genes.

Another effect of selection in the model is a build up of gametic disequilibria among virulence genes, i.e. non-random associations among genes (Hovmöller & Østergård 1991, Østergård & Hovmöller 1991). Such non-random associations may result in hitch-hiking, i.e. a change in gene frequencies at an unselected locus due to direct selection at another locus. Here, the gene frequencies do not decline to their initial value, which reflects an increasing proportion of genotypes over time with virulence for all resistance genes present in the area. These genotypes ('super-races') will persist in the pathogen population unless the population is influenced by factors as e.g., migration, recombination or mutation, which were not taken into account in the present example.

The results give some indication for the possibility of a successful reintroduction of 'old' resistance genes in new varieties, depending on the frequency of the matching virulence when the new variety is introduced. The population dynamics were much influenced by the probability of survival on different host varieties. Here, this factor was evaluated by a fungicide application on variety B, resulting in 100% disease control on that variety. It was shown that fungicide treatment of one variety had an impact on the durability of host resistance in other varieties, e.g. that *Mlz* in variety C was less durable when variety B was treated.

Thus, the results demonstrate the complexity of patterns of changes in the genetic composition of a pathogen population, and thereby the difficulties of predicting the durability of disease resistance in nature. Such predictions should be based on model studies which take into account the most important forces which influence the dynamics in the pathogen population, i.e. selection due to host resistance as well as fungicides, and preferably also the influence of mutation, migration and recombination.

Literature

- Barrett, J. A. 1980. Pathogen evolution in multilines and variety mixtures. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 87, 383-396.
- Hovmöller, M. S. & Østergård, H. 1991. Gametic disequilibria between virulence genes in barley powdery mildew populations in relation to selection and recombination. II. Danish observations. *Plant Pathology* 40, 178-189.
- Hovmöller, M. S., Munk, L. & Østergård, H. 1993. Observed and predicted changes in virulence gene frequencies at 11 loci in a local barley powdery mildew population. *Phytopathology* 83, 253-260.
- Johnson, R. 1984. A critical analysis of durable resistance. *Annual review of Phytopathology* 22, 309-330.
- Jørgensen, J. H. 1988. *Genetics of Erysiphe graminis*. In: *Genetics of pathogenic fungi* (Ed. by G. S. Sidhu). *Advances in Plant Pathology*, Vol. 6, pp. 137-157. Academic Press, New York.
- Munk, L., Jensen, H.P. & Jørgensen, J.H. 1991. Virulence and severity of barley powdery mildew in Denmark 1974-1989. *Proceedings of 2nd European Workshop: Integrated Control of Cereal Mildews, Virulence Patterns and Their Change* (Ed. by J. H. Jørgensen), pp. 55-65, Risø National Laboratory.
- Østergård, H. & Hovmöller, M.S. 1991. Gametic disequilibria between virulence genes in barley powdery mildew populations in relation to selection and recombination. I. Models. *Plant Pathology* 40, 166-177.
- Van der Plank, J.E. 1968. *Disease resistance in plants*. Academic Press New York, 206 pp.
- Wolfe, M. S. 1984. Trying to understand and control powdery mildew. *Plant Pathology* 33, 451-466.
- Wolfe, M. S., Barrett, J.A. & Slater S.E. 1983. Pathogen fitness in cereal mildews. Pages 81-100 in: *Durable resistance in Crops* (ed. by F. Lamberti, J. M. Waller, and N. A. Van der Graff). Plenum Press, London.

The author

Mogens Hovmöller is senior scientist at the Danish Institute of Plant and Soil Science, Department of Plant Pathology and Pest Management, Lottenborgvej 2, DK-2800 Lyngby, Denmark. His main research areas are population dynamics of mildews and rusts on barley and wheat.

Hovmöller, M. 1993. Prædiktion af holdbarhed af race-spezifik meldugresistens i byg. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 114 – 119.

Sammendrag

Den genetisk sammensætning af patogenpopulationer er i høj grad bestemmende for effekt og "holdbarhed" af værtpplanteresistens. Holdbarhed er her defineret som den periode, hvor værtpplanteresistensen yder en tilfredsstillende plantebeskyttelse overfor et givet patogen. I artiklen er holdbarhed af race-spezifik resistens mod meldug i byg analyseret gennem et modelstudium, hvor værtsorterne i et givet geografisk område successivt afløser hinanden over tid, og hvor et effektivt virkende fungicid anvendes på en given sort, som har været dyrket på et stort areal over lang tid.

Resultaterne viste at selektion for et virulensgen kunne resultere i et markant fald i frekvens af et andet virulensgen, som ikke længere var nødvendigt for patogenets reproduktion. Dette var tilfældet selv om der i modellen ikke var nedsat *fitness* af genotyper indeholdende "unødvendig" virulens. Størrelsen af fald i frekvens af et specifikt virulensgen var afhængig af selektionskræfterne i den vækstsæson, hvor observationen blev foretaget, såvel som selektionskræfterne i tidligere år.

Holdbarheden af resistens var afhængig af meldugsvampens populationsstruktur, tidspunktet for sortens introduktion, forholdet mellem sorter med og uden meldugresistens, samt af, om der blev anvendt fungicider eller ej i systemet. Fungicidanvendelse på en bestemt sort havde stor indflydelse på dynamikken af samtlige virulensgenfrekvenser i patogenpopulationen. I det viste eksempel blev holdbarheden af resistens i en sort forkortet som følge af fungicidanvendelse på en anden sort. Resultaterne demonstrerede således kompleksiteten af ændringer i den genetiske sammensætning af en patogenpopulation, og dermed også vanskelighederne i at forudsige holdbarhed af værtpplanteresistens under naturlige forhold.

Birgit Jensen and Lisa Munk

The effect of nitrogen application on resistance of barley to powdery mildew

The effect of nitrogen application on susceptibility of spring barley cultivars to powdery mildew was studied. In field trials, an increase in powdery mildew severity was found with increasing N-supply at high powdery mildew levels as well as in years with a low level. Split N-application resulted in a delayed disease development. Experiments under controlled conditions suggest that the increase in powdery mildew susceptibility with N-supply is mainly due to an increased ability of the fungus to penetrate the host and establish a compatible functional host-pathogen relationship, which results in sporulation.

Two cultivars reacted differently to N-application with regard to infection frequency. An accumulation of the enhancing effects of N on infection frequency and sporulation over several mildew generations, can largely explain the increased mildew severity assessed in the field.

Powdery mildew (*Erysiphe graminis*) is one of the most important diseases on cereals in Europe and many resources are spent on controlling the disease. Nitrogen-fertilization has significantly contributed to the high yields of cereals, but N-application may have secondary effects. It is, for instance, well-known that N may increase the susceptibility of plants to powdery mildew (Bainbridge, 1974; Oerke & Schönbeck, 1990).

In the following, we present results from experiments with the objectives of studying (1) the effects of increasing and split N-application on barley powdery mildew epidemics under field conditions and (2) the effects of nitrogen on the infection processes and sporulation in barley cultivars with different genetic backgrounds. The experiments are described in detail in Jensen (1994).

Materials & methods

Field trials

At the experimental station Højbakkegaard, Taastrup DK, trials were carried out with the spring barley cultivar "Catrin" in 1990 and the cultivar "Canor" in 1991. Seven N-treatments were applied: 0, 40, 80, 120, 160, 40+40 and 80+40 kg N/ha (six plots per treatment). The first application was given after crop emergence and the second application approximately two months later. The percentage of green leaf area covered with sporulating mildew colonies was assessed weekly on the uppermost four leaves.

Greenhouse experiments

The barley cultivars "Pallas" and "Grit" were grown in vermiculite supplied with a nutrient

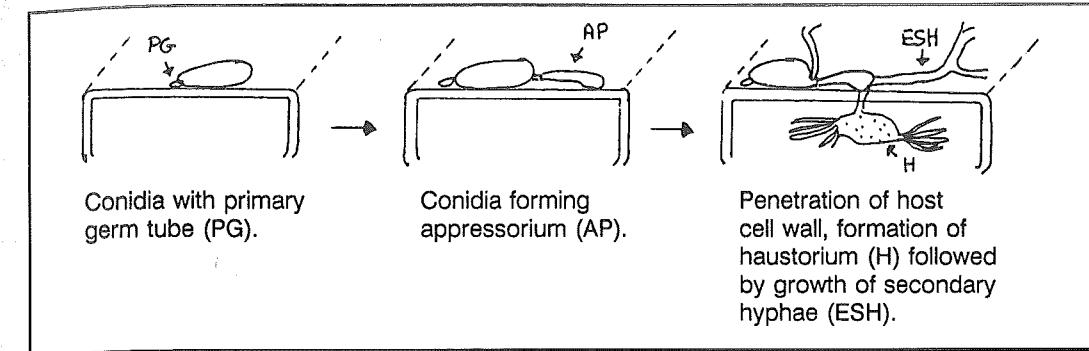


Figure 1. The primary infection processes of barley powdery mildew. – *De primære infektionsprocesser for bygmeldug.*

solution containing increasing amounts of NH_4NO_3 (30, 60, 120 and 240 mg N/pot). First leaves, 11 days old, were inoculated with a virulent powdery mildew isolate. 72 hours after inoculation, the different stages of infection (fig. 1) were studied under microscope on impression films stained with anilineblue. 3000 conidia per combination of N-level and cultivar were scored for germination and formation of appressoria and 2700-3000 appressoria were recorded for devel-

opment of elongating secondary hyphae (ESH). Seven days later, the number of colonies per cm^2 (infection frequency) was counted, and 8 to 14 days after inoculation, spores were collected with a small cyclone spore trap and counted on a Coulter counter. The total spore production was expressed as spores per cm^2 leaf area. The experiments had four or five replicates and were repeated two or three times.

Results & Discussion

Field trials

In 1990, there was an early and severe epidemic with a high disease level throughout the season, whereas in 1991 the disease level was very low except at the very end of the season. In both years, increasing N-application significantly increased the percentage of leaf area covered with powdery mildew, assessed 14 days after ear emergence (fig. 2). The effect of split N-application on mildew severity in 1990 is illustrated in fig. 3. The second application was given on the 31st May, just before the emergence of the leaf beneath the flag leaf (F-1). Three weeks after application of further 40 N per/ha, a significant increase in mildew severity was found, compared to the mildew severity of plots which had not received further N. However, the level of mildew was lower than for N-treatments given the same total amount of N once, early in the season. Split N-fertilization can therefore delay the epidemiological development of barley powdery mildew. A similar relationship has been observed for

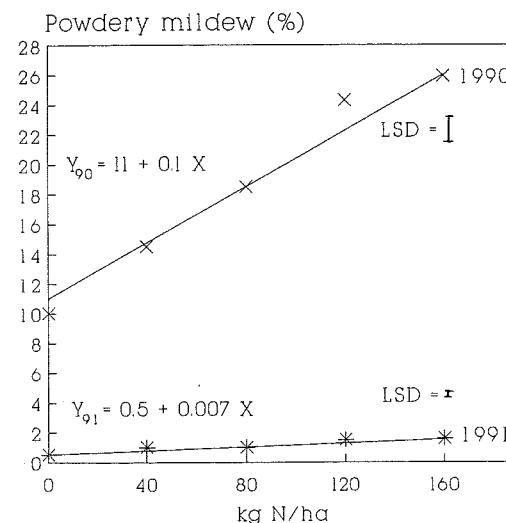


Figure 2. The effect of increasing N-application on powdery mildew (% diseased leaf area) of the cultivars Catrin and Canor in field trials, 1990 and 1991. – *Stigende N-tildelings indflydelse på meldugangrebet (% meldugdækning på øvre blade) for bygsorterne Catrin og Canor i markforsøg udført henholdsvis 1990 og 1991.*

Mildew severity (%)

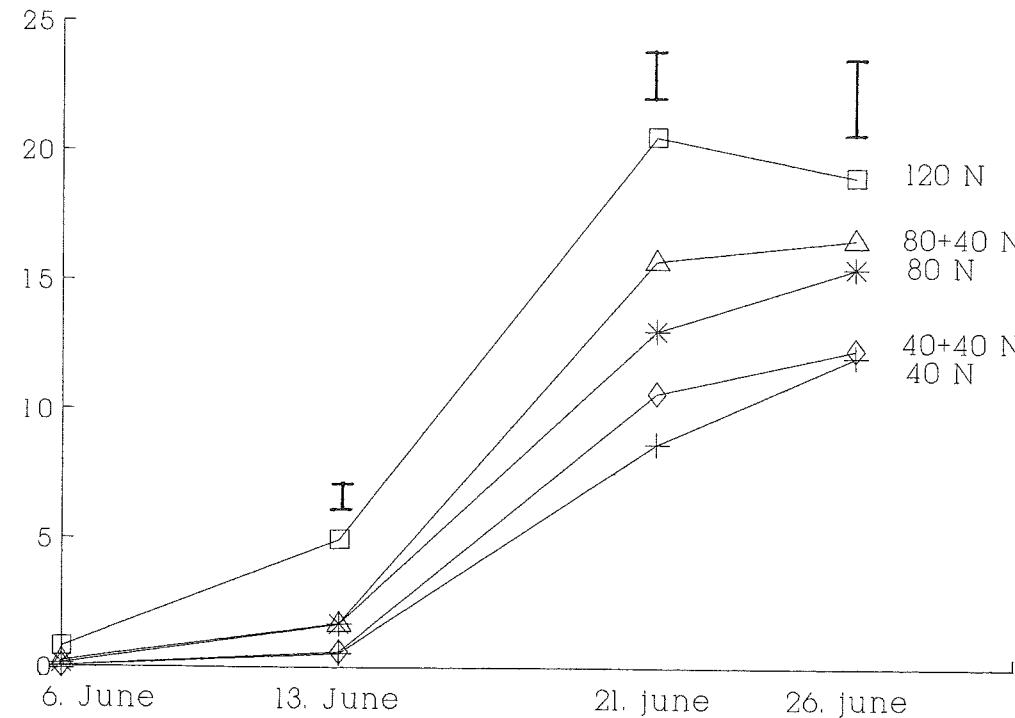


Figure 3. The effect of increasing and split N-application on powdery mildew (% diseased leaf area) on leaf F-1 of the cultivar Catrin in field trials, 1990. – *Effekten af stigende og delt N-tilførsel på meldugangrebet på blad F-1 for Catrin i markforsøg 1990.*

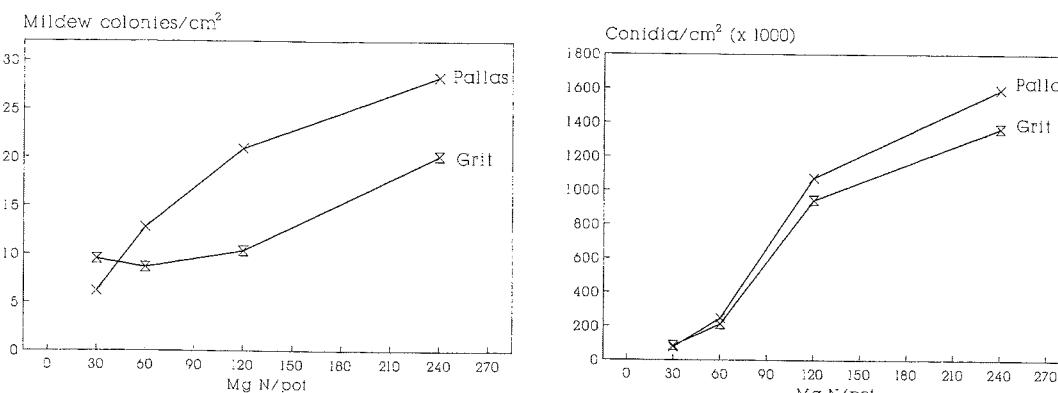


Figure 4. The effect of increasing N-application on the infection frequency of powdery mildew on the first leaf of the barley cultivars Pallas and Grit. – *Stigende N-tilførsels indflydelse på meldugsinfektionsfrekvensen på første blad af bygsorterne Pallas og Grit.*

Figure 5. The effect of increasing N-application on the total production of powdery mildew conidia per cm² on the first leaf of the barley cultivars Pallas and Grit. – *Stigende N-tilførsels indflydelse på den totale produktion af meldugkonidier (konidier per cm²) på første blad af bygsorterne Pallas og Grit.*

Table 1. The effect of N-supply on primary infection processes on the first leaf of Pallas and Grit, 72 hours after inoculation. – *Effekten af N-tilførsel på de primære infektionsprocesser på første blad af bygsorterne Pallas og Grit*

Cultivar – sort	Mg N/pot Mg N/potte	germinated conidia (%) spirede konidier (%)	appressoria formation (%) appressoriedannelse	successful infections (%) infektioner (%)
Pallas	30	52.2 a ¹	96.1 a	11.9 a
	120	56.2 b	97.6 b	32.7 b
Grit	30	48.7 a	96.1 a	14.8 a
	120	51.6 a	97.0 a	13.3 a

1) within cultivar and column figures with the same letter are not significantly different at the 5%-level (Duncan's multiple range test).

1) For hver sort er tal med samme bogstav ikke signifikant forskellige på 5% niveau (Duncan's multiple range test).

mildew and yellow rust on winter wheat (Darwinkel, 1980). In 1991, the mildew severity was very low, and there was no significant effect of split N-application.

Greenhouse experiments

The primary infection processes were studied to determine which developmental steps were affected by N-application (Table 1). The first stages in the primary infection, germination and formation of appressoria, were only slightly increased by N treatment, whereas ESH-formation was strongly increased on "Pallas" from 11.9% at 30 N to 32.7% at 120 N. On the cultivar "Grit", the formation of ESH was similar at the two N-levels.

This difference in the reactions between cultivars was studied further by assessing the infection frequency (IF) at increasing N (fig. 4). On Pallas, IF was significantly enhanced for every further application of N, whereas on Grit, increasing N-dosage from 30 to 120 mg N/pot and from 120 to 240 mg N/pot had no effect on IF and almost doubled IF, respectively. The interactions between N-dosage and cultivar were significant. The N-effect on IF (fig. 4) and on ESH formation (Table 1) was very similar for both cultivars, indicating that degeneration of established colonies subsequent to the 72 hours incubation period does not strongly contribute to a further reduction in visible mildew colonies. The examination of N-effect on primary infection therefore suggests that increase in colony number

is mainly due to increased ability of the fungus to penetrate the host and establish a compatible functional host-pathogen relationship, whereas N-effect on germination and appressorial formation is only of minor importance. The total spore production was strongly enhanced by N-application on both cultivars (fig. 5). Spore production for low N was only about 5% of that for high N.

Measurements of the nitrogen content in the leaves showed an increase in N with N-application for both cultivars, indicating that there is no simple relationship between N-content and infection frequency. The results also suggest that nutrient availability is of major importance for the total sporulation capacity of infected leaves.

This study suggests, that by choosing the right N-application strategy in combination with the right choice of cultivar for cultivation and breeding, the powdery mildew disease severity can be diminished. This is of interest in low-input agriculture.

Literature

- Bainbridge, A. 1974. Effect of nitrogen nutrition of the host on barley powdery mildew. *Plant Pathology* 23, 160-161.
- Darwinkel, A. 1980. Grain production in winter wheat in relation to nitrogen and disease. II. Relationship between nitrogen dressing and mildew infections. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 149, 309-317.
- Jensen, B. 1994. Kvalstofs indflydelse på meldug i byg. Ph.D. thesis (in prep.).
- Orke, E.-C. & Schönbeck, F. 1990. Effect of nitrogen and powdery mildew on the yield formation of two winter barley cultivars. *J. Phytopathology* 130, 89-104.

The authors

Birgit Jensen will, within the next few months, complete her Ph.D.project on N-effects on powdery mildew of barley. Lisa Munk is associate professor in plant pathology. The address of both authors is: Department of Plant Biology, Section of Plant Pathology, The Royal Veterinary and Agricultural University, Thorvaldsensvej 40, 1871 Frederiksberg C. Phone +45 35 28 33 32 and Fax +45 35 28 33 10.

Ingrid Gustafsson

Lökbladmögel i matlök – möjlighet till resistens i sorter?

Lökbladmögel är en svårbekämpad svampsjukdom i lök. Den är också den mest betydande och bekämpas rutinmässigt upprepade gånger under odlingssäsongen. År 1992 startades ett projekt vid Institutionen för växtskyddsverket i Alnarp, med syfte att ta fram metoder för resistenstestning och finna sorter med bättre motståndskraft.

Isolat av svampen har samlats in och löksorters motståndskraft testas på fält och i kontrollerad miljö. Resultaten från fältförsöken visar hitintills på måttlig till svag resistens i nuvarande sortmaterial. Högre grad av resistens finns dock i vildtyper av *Allium*. Förmodligen kan sorter med måttlig resistens tillsammans med en fungerande prognos- och varningstjänst reducera antalet bekämpningar.

Inledning

Matlök odlas i Sverige på ca 670 hektar, främst på Öland och i Skåne, och vi är självförsörjande på lök till ca 55%. Matlök, *Allium cepa*, angrips bland annat av lökbladmögel, *Peronospora destructor*, och skördeförlusterna har uppskattats till mellan 30 och 70% (Kofoet & Zinkernagel, 1990).

Lökbladmögel kännetecknas av flera infektionscykler per odlingssäsong och korta sporuleringsperioder. *Peronospora destructor* kan växa som mycel i lökar och infekterad lök, t.ex. övervintrad avfallslök, anses vara den primära smittkällan (Viranyi, 1974).

Svampsporerna gror enbart om en tunn vattenhinnan finns på bladen och sporgroningen är optimal mellan 10 och 12 °C (Viranyi, 1974). Sporulering sker efter en latensperiod på 12 till 15 dagar (temperaturberoende). Sporangiofor- och sporangebildningen sker enbart om minst 95% rela-

tiv luftfuktighet råder under flera timmar. Den kräver vidare en mörkerperiod och temperaturer under 23 °C dagen dessförinnan.

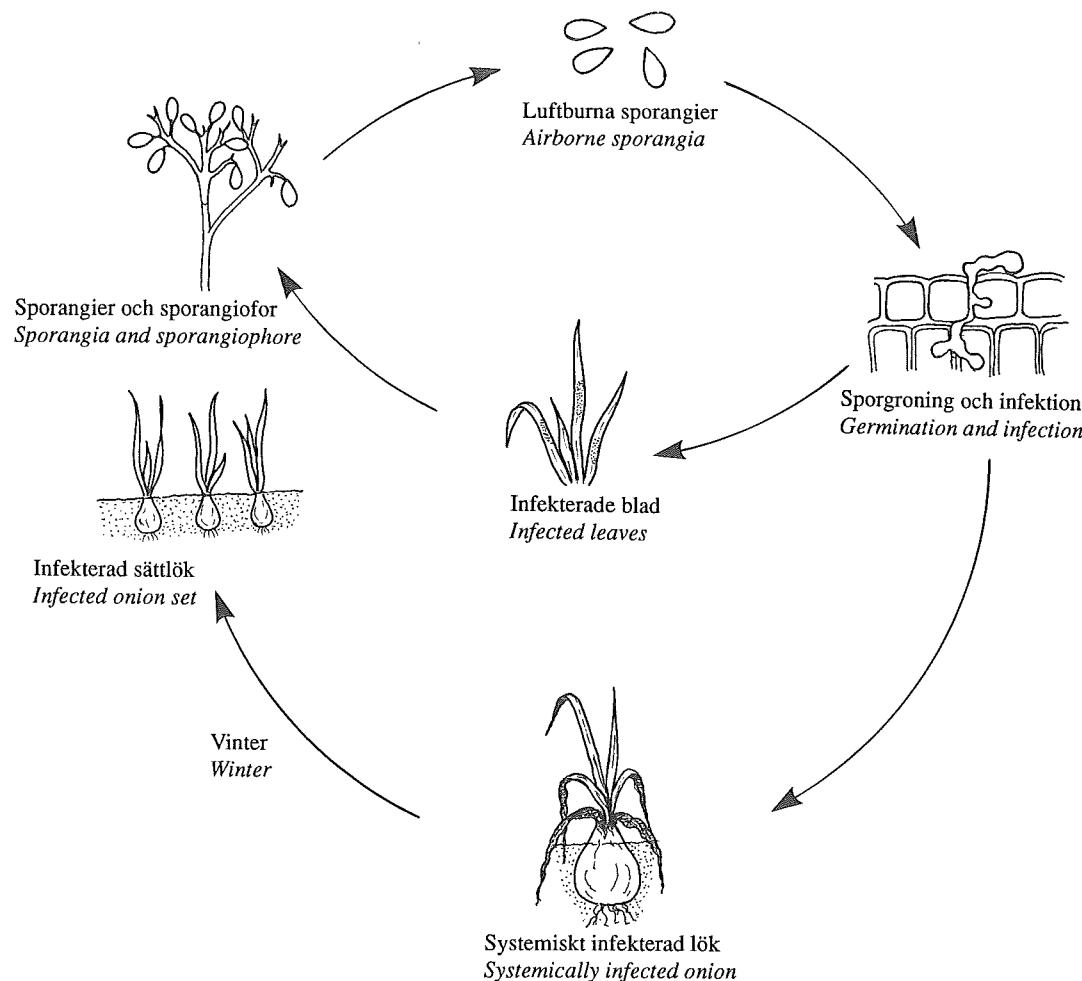
Sortförsök i lök har hitintills inte värderat motståndskraft mot lökbladmögel. I stället har man bekämpat angrepp av skadegörare i försöken, med resultat att sorternas motståndskraft döljs. Odlare kan därför inte med vägledning av sortförsöken välja de mest motståndskraftiga sorterna. Detta medför att växtförlärlarna finner föga incitament för investering i resistensförädling då resultatet av denna investering inte värderas.

I Europa pågår resistensförädling av lök bl.a. i Nederländerna och Tyskland. Svalöf Weibull AB har i sin pågående förädling i matlök låg aktivitet inom resistensförädlingen. Brist på bra urvalsmetoder kan vara en hämmande faktor inom resistensförädlingen, såväl som svårigheter att korsa in goda resistenskällor utan mycket avancerad och kostsam teknik.

Jensen, B. & Munk, L. 1993. Kvælstofs indflydelse på bygs modtagelighed overfor meldug. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 120–124.

Sammendrag

Kvælstofgødsnings indflydelse på vårbrygsorters modtagelighed overfor meldug er undersøgt. I to års markforsøg med henholdsvis højt og lavt meldugsmittetryk steg meldugangrebet med stigende N-tilførsel. Delt N-tildeling forsinkede den epidemiske udvikling af melduggen. Forsøg udført under kontrollerede betingelser med to sorter indikerer, at den stigende meldugmodtagelighed hovedsagelig kan tilskrives en forøgelse af patogenets evne til at penetrere værtplanten og etablere et kompatibelt vært-patogen forhold, der fører til sporulering. De to sorter reagerede forskelligt med hensyn til infektionsfrekvens. En akkumulering af de N-inducerede stigninger i infektionsfrekvens og sporeproduktion over adskillige melduggenerationer, kan i stor udstrækning forklare de observerede stigninger i meldugangreb under markforhold.



Figur 1. Livscykel för lökbladmögel, *Peronospora destructor*. – Lifecycle of onion downy mildew, *Peronospora destructor*. Teckning: K. Göransson.

Det projekt som beskrivs i artikeln omfattar resistensbiologiska förundersökningar, vilka kan bidraga till förbättrade urvalsmetoder och ge bakgrundskunskaper om samspelet mellan värdväxt och parasit. Syftet är i korthet att odla fram isolat av svampen, att pröva metoder för infektion och resistensmätning på sortmaterial av lök i kontrollerad miljö, anvisa metoder för mätning av resistens i fältförsök samt om möjligt utröna om rasspecifik resistens föreligger. Här redogörs för de första två årens fältförsök.

Metodik och material

Under 1992 och 1993 lades sortförsök i lök ut på Torslunda försöksstation, Öland, och på Alnarp.

Försöken omfattade båda åren 10 sorter i sådd lök med fyra block och den allmänt odlade sorten Robusta som mätarsort. 1992 var sorterna: Tempo, Hyfast, Marco, Legio, Bomo, Rudo, Dinaro, Robusta, Albion och White Lisbon (salladslök). På Alnarp inkluderade sortimentet även som observation ett par rader av *Allium roylei*, en gräslöksliknande vildtyp med resistens mot lökbladmögel (Kofoet & Zinkernagel, 1990).

År 1993 ingick sorterna Dino, Hyfast, Hysam, Karato, Marco, Jumbo, Bomo, Red Baron, Albion och Robusta. På Alnarp ersatte sorten Jumbo med Legio och försöket omfattade två block med 40 löpmeter/parcell. Fyra rader med fångstplantor fanns runt försöksrutan. Sortförsöken fick han-

Tabell 1. Gradering av sporulering på lök vid angrepp av lökbladmögel, *Peronospora destructor*, Torslunda 1993. Procent angripna plantor, skala 0–10, där 0 = inga angrepp och 10 = helt angripna, vissnande plantor. Medelvärde över fyra block. – Assessment of sporulation of downy mildew in onion varieties grown at Torslunda, 1993. Percentage of infected plants, scale 0–10, where 0 = no sporulation and 10 = completely diseased plants. Mean values over four blocks

Sort – Variety	Medelvärde* – Mean value*
Dino	7,9 de
Hyfast	8,4 bcde
Hysam	8,1 cd
Marco	8,3 cde
Karato	8,5 bcde
Jumbo	9,3 abc
Bomo	8,9 bcd
Red Baron	9,5 ab
Albion	10,0 a
Robusta	7,8 e

* Medelvärden med samma bokstav är inte signifikant skilda ($p=0,05$, Duncan test). – Means with the same letter are not significantly different ($p=0,05$, Duncan test).

Tabell 2. Gradering av sporulering på lök vid angrepp av lökbladmögel, Alnarp 1993. Procent angripna plantor, skala 0–10, medelvärden över två block. – Assessment of sporulation of downy mildew in onion varieties, Alnarp, 1993. Percentage of infected plants, scale 0–10, mean values over two blocks

Sort – Variety	Procent angripna plantor – Percentage infected plants			
	9/8	16/8	26/8	7/9
Dino	0,0	1,1	2,0	5,0
Karato	0,0	1,0	2,5	4,5
Hyfast	0,0	2,0	3,7	7,0
Hysam	0,1	2,7	3,5	5,5
Marco	0,0	1,3	2,3	5,3
Legio	0,0	1,5	2,3	4,8
Bomo	0,0	2,5	3,5	6,5
Red Baron	2,0	5,0	7,2	9,3*
Albion	1,5	4,3	7,8	9,3*
Robusta	0,0	2,0	2,5	5,3*

* Signifikant högre angrepp ($p=0,05$). – Significantly more diseased ($p=0,05$).

delsgödsel enligt normer, bevattnades men bekämpades inte med fungicider. Trips ställdes till problem bågge åren och bekämpades på Torslunda 1993.

Fältstudierna baserades båda åren på det naturliga infektionstrycket. Sorterna observerades på Alnarp minst en gång per vecka och på Torslunda fyra-fem gånger under säsongen. Angrepp av svampen graderades först visuellt över hela parcellen som procent angripna plantor i skala 0–10, där 0 innebar frånvaro av synlig sporulering på fullt utvecklade blad ("exponerad bladyta"), 1 var angrepp på mindre än 10 % av exponerad bladyta, 2 var angrepp på mindre än 20 % av exponerad bladyta o.s.v. upp till 10, som angav helt angripen bladyta och begynnande nedvissning av bladen.

På Alnarp finns ett tvärvetenskapligt projekt med ekologisk odling av köksväxter och bär i en lantbruksväxtföljd, och där flera institutioner har delundersökningar. År 1993 lades sortförsök ut i ekologiskt odlad lök med tio sorter med Robusta som mätare, med främsta syfte att bedöma motståndskraft mot lökbladmögel.

Resultat

Årsmånen för bladmögel på Torslunda och Alnarp var inte gynnsam 1992. I sortförsöket på Torslunda uteblev angreppen till augusti månad, då löken lossades för skörd. På Alnarp kom dock mindre angrepp på White Lisbon i början av september när andra sorters blast hade lagt sig och vissnat. White Lisbon hade fortfarande då en del gröna blad, vilket gynnar en obligat parasit. Inga angrepp kunde observeras på *Allium roylei* in i oktober.

1993 uppträdde bladmögelangrepp i mitten av juli på Öland och i månadsskiftet juli/augusti på Alnarp. På Torslunda angreps först Dino, Bomo, Albion och Red Baron, på Alnarp sorterna Hysam, Albion och Red Baron. I mitten på augusti var alla sorter angripna av lökbladmögel på Torslunda, och relativt stora angrepp av vitmögel (*Sclerotium cepivorum*) fanns. Sorterna Robusta, Karato och Hysam var mest angripna av vitmögel men vitmöglets utbredning var ojämn över blocken. Eftersom vitmögelangreppen förorsakade en för tidig nedvissning av plantorna, försyrades avläsningarna. Även angrepp av gråmögelbladfläcksjuka, *Botrytis squamosa*, bidrog till detta.



Figur 2. De avlånga fläckarna täcks av en fin beläggning av sporangiophorer och sporangier. – The lesions are covered by sporangiophores and sporangia. Foto: T. Lagerström.

I tabell 1 redovisas bladmögelangrepp i sortförsök på Torslunda och i tabell 2 från Alnarp. Inga stora skillnader i motståndskraft kan noteras, även om det på Torslunda och Alnarp fanns signifika skillnader i mottaglighet mellan sorterna vid sista avläsningarna. I båda försöken var sorterna Albion och Red Baron de mest mottagliga och Albion hade också lägst skörd på Torslunda 1992 och 1993. På Torslunda var sorten Dino den friskaste överhuvudtaget 1993 och hade tillsammans med sorten Karato högst avkastning.

Infektionstrycket måste bedömas som högre på Torslunda eftersom det är gott om lökodlingar i närheten av försöksstationen, och det var mindre antal dagar med nederbörd i Torslunda. Regn kan skölja bort bladmögelsporerna och så var förmodligen fallet på Alnarp under juli månad. Angreppen blev också totalt sett mindre på Alnarp.

På det ekologiska fältet vid Alnarp startade angreppen i sorten Albion och efterhand blev Albion, Hysam, Rudo och Legio kraftigast an-

gripna. Albion hade signifikant lägre avkastning ($P=0.05$) än fem andra sorter där.

Diskussion och sammanfattning

Eftersom försöken varit av begränsad omfattning blir här presenterade resultat över löksorters motståndskraft preliminära. Bedömmningen av sorterna 1993 tyder på svag resistens vid gynnsam årsman för svampen. Utlandska uppgifter (Kofoet & Zinkernagel, 1990; Viranyi, pers. medd.) anger också svag resistens i allmänt odlade sorter.

Emellertid finns bättre resistens i andra *Allium*-arter. En hållbar resistens finns i *A. roylei* (Kofoet et al., 1990; de Vries et al., 1992). I *A. roylei* finns också resistens mot gråmögelbladfläcksjuka (*Botrytis squamosa*) och eventuellt också mot *Thrips tabaci* och andra skadegörare (de Vries et al., 1992). Ännu återstår dock mycket förädlingsarbete innan någon odlingsvärd resistent sort finns att tillgå. *A. cepa* är svårkorsad med vildtyper eftersom hybriderna visar låg fertilitet.

Växtsättet med mer upprättväxande blad skulle också kunna minska bladmögelangreppen genom en snabbare upporkning i beståndet och sämre mikroklimat för svampen (Kofoet & Zinkernagel, 1990). Dessa fälttester styrker dessvärre inte detta helt. Sorten Albion, med något mer upprätt växtsätt, visade starka angrepp 1993.

I föreliggande försök har vit- och rödskalig lök haft de starkaste angreppen (Albion, Red Baron och Rudo) och lägst totalskörd, medan gulskalig lök har varit något mer motståndskraftig.

Skillnader i motståndskraft vid tester på sortmaterial i fält kan inte direkt jämföras med resultat från tester under kontrollerade förhållanden. Fältförsök måste upprepas under flera år för att ge rättvisande resultat. Eftersom svampen är så speciell i sina miljökrav vid infektion och sporulering, kan olika miljöfaktorer annars påverka och ge sortskillnader som måhända kan tolkas som genetiska. Sporuleringsintensiteten påverkas t.ex. av latensperiod, fuktighetsperiod och fuktighetsnivå, vindhastighet, solinstrålning och temperatur.

Vid SLU Info/Växter, Alnarp pågår sedan ett par år ett projekt rörande prognos & varning för lökbladmögel under ledning av försöksledare Ann-Sofi Forsberg. I integrerad odling skall bekämpning ske endast då behov föreligger (Banck et al., 1992; Forsberg, 1993). För lökbladmögel innebär det att bekämpningsbehovet bedöms med hjälp av en prognosmodell, baserad på klimatförhållanden. Genom ökad kunskap om, och användande av, mer motståndskraftiga sorter i kombination med fungerande prognosmodeller kan antalet bekämpningar minskas och effektiviseras.

Även om heltäckande resistens mot lökbladmögel synes avlägsat just nu kan förhoppningar finnas i att det nu finns känd resistens i olika vildarter. Med hjälp av bioteknologi och ökad kunskap om *Allium*-arters genkartor kan detta resultera i mer resistenta sorter så småningom.

Tack

SJFR har ställt medel till förfogande för ett treårigt projekt. Sortförsöken på Torslunda, Öland, finansierades delvis av Torslundastiftelsen.

Litteratur

Banck, A., Gustafsson, I. & Forsberg, A.-S. 1992. Växtskydd i integrerad lökodling. Alnarpsskonferensen 1992. SLU Info Rapporter Allmänt 178, 35-37.

Forsberg, A.-S. 1993. Prognos som styrmedel av svampbekämpningen. NJF seminar nr 211, 1992; Integrerad produktion i grönsaker. Nordisk Jordbruksforskning nr 2, 19.

Kofoet, A., Kik, C., Wietsma, A. & de Vries, J.N., 1990. Inheritance of Resistance to Downy mildew (*Peronospora destructor* [Berk] Casp) from *Allium roylei* Stearn in the backcross *Allium cepa* L.X (*A. roylei* X *A. cepa*). *Plant Breeding* 105, 144-149.

Kofoet, A. & Zinkernagel, V. 1990. Resistance to downy mildew (*Peronospora destructor* [Berk.] Casp) in *Allium* species. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 97, 13-23.

Viranyi, F. 1974. Studies on the biology and ecology of onion downy mildew (*Peronospora destructor* [Berk.] Fries) in Hungary. II. Factors influencing sporulation and conidium germination. *Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung.* 9, 315-318.

de Vries, J.N., Wietsma, W.A. & Jongerius, M.C. 1992. Linkage of downy mildew resistance genes Pd1 and Pd2 from *Allium roylei* Stearn in progeny of its interspecific hybrid with onion (*A. cepa* L.). *Euphytica* 64, 131-137.

Personligt meddelande

Ferenc Viranyi, Plant Protection Institute, Hungarian Academy of Sciences, Budapest, P.O. Box 102, Ungern.

Författaren

Hortonom Ingrid Gustafsson är försöksledare vid Institutionen för växtskyddsbiologi, mykologiska avdelningen, Box 44, 230 53 ALNARP. Hon bedriver mykologiska och resistensbiologiska undersökningar på frilandsodlade köksväxter, främst lök och sallat.

Gustafsson, I. 1993. Downy mildew in onion - prospects for resistance? *Växtskyddsnotiser* 57:4, 125 – 129.

Abstract

Peronospora destructor is an important disease in onions and it is routinely controlled by fungicides. Provided there are resistant varieties and ways to forecast the disease, the chemical control can be reduced. The project briefly described in the article aims at elaborating methods to test for resistance in different onion material, both in the field and in climate chambers, to collect isolates of downy mildew and study their characteristics and the type of resistance. Some results from field tests are reported and they indicate that no important resistance in commonly grown onion cultivars is available. However, resistance has been found against *Peronospora destructor* in other *Allium* spp., so the prospects still seem promising.

Anne Marte Tronsmo

Resistens mot vinterskader i engvekster og korn

Norsk planteforedling har hovedsakelig vært en offentlig oppgave, med hovedvekt på engvekster og korn. Overvintringsevne er et høgt prioritert foredlingsmål, og resistensbiologisk forskning har vært fokusert på resistens mot vinterskadefaktorer, spesielt overvintringssopper og frost. Herdingsprosessen som medfører at plantene i løpet av høsten utvikler økt frostresistens, fører også til økt resistens mot sopp. En bedre forståelse av den fysiologiske og genetiske bakgrunn for resistens mot overvintringssopp er målsetting for vårt resistensbiologiske arbeid.

Innledning

I Norge har all sortsutvikling i hovedsak foregått i offentlig regi, ved Statens forskningsstasjoner (SFL) og Norges landbrukshøgskole (NLH). Inntil 1993 var det ingen norske planteforeldingsfirma, men nå er kornforedlingen overført til en privat bedrift, Norsk Kornforedling.

Resistensforskningen har vært knyttet opp mot nasjonale planteforedlingsprogrammer, i hovedsak lokalisert til Statens plantevern på Ås, men også med aktivitet ved NLH og SFL. Tabell 1 gir en oversikt over resistensforskning og resistensforedling i Norge. Den største innsatsen finnes på gras/engvekster og kornartene ("spannmål").

I Norge er 50-60 % av jordbruksarealet dekket av gras og engvekster, i tillegg er store arealer til rekreasjonsformål dekket med gras. Vi registrerer også at et en stadig økende del av kornarealet tilslås med høsthvete. I flerårige vekster som gras, og i høstkorn, er overvintringen en kritisk fase. Resistens mot vinterskader er derfor høyt prioritert foredlingsmål.

Bakgrunn

Grasarter og engvekster utsettes for vinterskader som skyldes en rekke fysiske faktorer, men også skader som skyldes soppangrep (Årvoll, 1973). De viktigste overvintringssoppene i gras er snømugg (*Microdochium nivale*), hvit grastrådkolle (*Typhula ishikariensis*), rød grastrådkolle (*T. incarnata*), og stor grasknollsopp (*Sclerotinia borealis*) (Årvoll, 1975). Det viktigste middel vi har for bekjempelse av vinterskader som frost eller overvintringssopper, er resistensforedling.

Omkring 1980 ble det startet opp ett stort program for foredling av engvekster i Norge. Programmet omfattet en rekke foredlings- og forskningsprosjekt, deriblant et prosjekt vedrørende resistens mot vinterskader og sjukdommer i engvekster, senere etterfulgt av et prosjekt som også inkluderte gras til grøntanlegg (Tronsmo, 1985a, 1988, 1989). Formålet med resistensprosjektene har vært:

1. Utprøving av foredlingsmaterialet.
2. Økt kunnskap om arvbarhet for resistens mot vinterskader.

Tabell 1. Resistensforskning og resistensforedling i Norge. – Research on resistance biology and resistance breeding in Norway

Vekstgrupper <i>Crops</i>	Skadegjørere <i>Pest/disease</i>	Type* <i>Type*</i>	Institusjon** <i>Research Institutions**</i>
Forvekster – <i>Forage crops</i>	Hundegras-virus <i>Cocksfoot mottle virus</i>	F	SPV
Grønnsaker – <i>Vegetables</i>	Løk-gråskimmel <i>Botrytis on onions</i>	F	SPV
Forvekster – <i>Forage crops</i>	Grassykdommer – <i>Grass diseases</i>	90%F, 10%U	SPV
Korn og gras – <i>Cereals and fodder grasses</i>	Vinterskader – <i>Winter injury</i>	F	SPV
Korn – <i>Cereals</i>	Soppsykdommer – <i>Fungal diseases</i>	50%F, 50%U	SPV
Potet – <i>Potato</i>	Potetcystenematode – <i>Potato cyst nematode</i>	100% U	SPV
Frukt – <i>Fruit</i>	Eple- og pæreskurv <i>Apple and pear scab</i>	100% U	SPV
Potet og hundegras – <i>Potato and cocksfoot</i>	Virussykdommer – <i>Virus diseases</i>	F, U	SPV
Potet – <i>Potato</i>	Potetkreft – <i>Synchytrium endobioticum</i>	100% U	SPV
Grønnsaker – <i>Vegetables</i>	Kålflue <i>Turnip/Cabbage root fly</i>	F	SFL
Frukt – <i>Fruit</i>	Insekter <i>Insects</i>	F	SFL
Korn – <i>Cereal</i>	Soppsykdommer – <i>Fungal diseases</i>	20%F, 80%U	NLH
Potet – <i>Potato</i>	Soppsykdommer – <i>Fungal diseases</i>	20%F, 80%U	NLH
Bær – <i>Berries</i>	Sykdommer og skadedyr – <i>Diseases and pests</i>	U	NLH

* F=Forskning (Research); U=Sortsutvikling (Variety development)

** SPV=Statens plantevern (Norwegian Plant Protection Institute); SFL=Statens forskningsstasjoner i landbruk (The Norwegian State Agricultural Research Stations); NLH=Norges landbrukshøgskole (Agricultural University of Norway)

3. Økt kunnskap om mekanismer for resistens og herdfysiology i plantene.
4. Klarlegge naturlig herdingsforløp hos gras i ulike deler av landet.

Studier av foredlingsmateriale og arvbarhet

Resistens mot frost og overvintringssopper i foredlingsmateriale av gras er undersøkt ved hjelp av "laboratoriemetoder", som i utgangspunktet var utviklet av henholdsvis Larsen (1978) og Årvoll (1977), senere modifisert av Tronsmo (1988).

Plantemateriale

Foredlingsmateriale av hundegras, timotei,

raigras, engkvein, engsvingel og lusern er blitt undersøkt. Innen rammen av et prosjekt under SNP (Samnordisk planteforedling) har også høsthvete, høstrug og vinterbygg blitt undersøkt.

Metode for testing av resistens

Grasplantene ble alt opp i veksthus i 6 uker, kortdagsbehandlet 1 uke og herdet (ved +1°C) i 2 uker. Plantene ble deretter utsatt for en frysetest eller inokulert med en mycel- eller sporesuspensjon av *Microdochium nivale*, *Typhula ishikariensis* eller *Sclerotinia borealis*. Etter inokulering ble plantene inkubert under kunstig snødekke i 6-12 uker. Resistens mot både frost og overvintringssopp ble registrert som gjenvekst etter 3 uker i veksthus. Metoden er skissert i figur 1.

Resultater

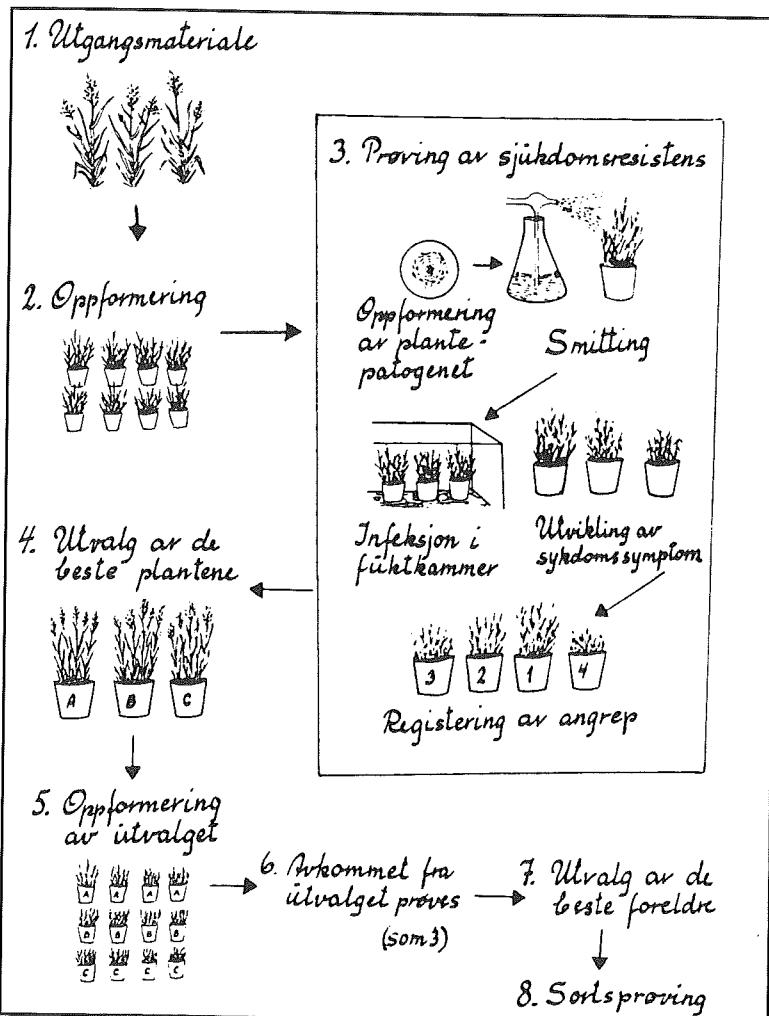
Resultatene fra undersøkelsene viser at blant de populasjonene som ble samlet inn fra ulike steder i sør-Norge ved oppstarten av foredlingsprogrammet finnes det populasjoner med bedre overvintringsegenskaper enn de beste sortene vi hadde på 1980-tallet (Tronsmo, 1989).

Resistens mot frost og mot overvintringssoppene *Microdochium nivale* og *Typhula ishikariensis* har relativt høy arvbarhet. I et plantemateriale som besto av halvsøkkenfamilier i hundegras ble det ved analyse av genetiske korrelasjoner mellom resistens mot disse tre vinterskadefaktorene funnet genetiske korrelasjoner mellom frostresistens og soppresistens på omkring 1

(Tronsmo, 1993). Dersom dette er tilfelle i andre populasjoner og arter, skulle det bety at man ved å selektere for resistens mot frost også får en økt resistens mot overvintringssopper. Vi har imidlertid altfor snevert plantemateriale bak våre resultater til å trekke en slik konklusjon. En forklaring kan og være at både frysetesten og sopptesten primært måler herdingstilstanden i plantene.

Mekanismer for resistens og herdingsfysiologi

Herding av grasplanter fører til økt resistens mot både frost, overvintringssopper og andre sjukdommer (Tronsmo, 1985b). De fysiologiske og biokjemiske forandringerne som skjer under her-



Figur 1. Opplegg for undersøkelse av sjukdomsresistens i plantemateriale. Tegning: Mari Vigerust

dingen har åpenbart betydning for plantenes forsvarsmekanismer mot sjukdommer.

Herdingsprosessen

Grasartene akkumulerer fruktaner om høsten. Det har vært antatt at fruktaninnholdet i plantene har vært avgjørende for plantenes overvintringsevne (Pollock & Ruggles, 1976). I våre studier av strandrør og timotei fant vi imidlertid at herdede planter hadde lågere fruktaninnhold enn avherdede, og at totalinnholdet av løselige karbohydrater var det samme. Herdede planter hadde derimot mobilisert stor del av sin opplagsnærings som lavmolekulære sukker, spesielt sukrose (Tronsmo *et al.*, 1993a). Dette kan være en effektiv måte å beskytte cellene mot frostskader på, sukrose kan sannsynligvis både senke frysepunktet og beskytte cellemembranen (Santarius, 1982). Vi fant også forandringer i aktiviteten av sukkernedbrytende enzym i herdede planter. Spesielt interessant er en økning av invertaseaktiviteten.

Vi tenker oss følgende forklaring på karbohydratmobilisering i gras. Fruktan og sukrose kan betraktes som to komponenter av samme pool av lagringskarbohydrater (Nelson & Spollen, 1987). Lagringen skjer i stengelbasis, som fruktan, og transport mellom vev og organer som sukrose. For å komme inn i cellene og være metabolsk aktiv må disakkaret sukrose spaltes til monosakkardene glukose og fruktose av invertase. Innholdet av lav-molekulære sukkere i plantene er viktig for plantenes frostresistens og resistens mot andre stress-faktorer.

Herdingsindusert sjukdomsresistens

I byggplanter er det vist at resistens mot byggmellugg kan induseres av både saprofytt og virulente og avirulente isolat av byggmellugg (Smedegaard-Petersen *et al.*, 1992). Induseres de samme biojemiske reaksjonene når plantene frostherdes?

For å finne svar på dette spørsmålet studerer vi gen-ekspresjon (m-RNA og proteiner) i herdede planter. Vi har funnet de samme sure PR-proteins (Patogenese-Relaterte-proteiner) i herdede byggplanter som man har funnet i meldugg-infiserete

planter (Bryngelsson T. & Collinge, 1991; Collinge *et al.*, dette nr.). Noen basiske PR-proteiner blir også induseret av herding, deriblant en kitinase (Tronsmo *et al.*, 1993b). Kitin er byggematerialet i celleveggene hos svært mange sopp (i asco- og basidiomycotina). Induksjon av kitin nedbrytende enzym kan derfor være en del av mekanismen bak herdingsindusert sjukdomsresistens.

Ved å bruke cDNA kloner fra meldugginfisert bygg (se Collinge *et al.*, dette nr.) undersøker vi nå om herding av plantene induserer bestemte gener som har betydning for plantenes sjukdomsresistens.

Naturlig herdingsforløp hos gras

Ved foredling av flerårige gras ønsker vi pålitelige metoder for seleksjon av genotyper med gode overvintringsegenskaper. Plantene herdes og avherdes i løpet av høsten og vinteren, men herdingsbetingelsene varierer sterkt med klima i ulike deler av landet. Gode kunnskaper om den naturlige herdingsutviklingen hos planter i ulike deler av landet er derfor viktig for å gjennomføre en sikker "laboratorietesting" av overvintringsegenskapene til plantene.

Undersøkelser av naturlig herding er gjennomført samtidig på Ås og i Bodø, ved at 3 sorter av hver av grasartene timotei, engsvingel og raigras ble sådd i felt eller i kasser utendørs. Planter herfra er testet for frostresistens fra medio august og gjennom vinteren. Resultatene fra disse undersøkelsene er under bearbeidelse (Larsen & Tronsmo, 1992).

Avslutning

Man antar at resistens mot frost og resistens mot overvintringssopp er to forskjellige egenskaper. Likevel induserer frostherding resistens mot sjukdommer. Både proteiner og nukleinsyrer som induseres av plantepatogener, blir også indusert eller forsterket av frostherding. Dette gjør foredling for resistens mot overvintringssopp vanskelig.

For å oppnå framgang i foredling for resistens mot overvintringssopp vil det være viktig å kunne skille den resistensen som har sin bakgrunn i spesifikke gener for sjukdomsresistens fra den kuldeinduserte responsen.

Litteratur

- Bryngelsson, T. & Collinge, D.B. 1991. Biochemical and molecular analyses of the response of barley to infection by powdery mildew. In P.R. Shewry (ed.): *Barley: Genetics, Molecular Biology and Biotechnology*. C.A.B. International, Wallingford , pp. 459-480.
- Collinge, D.B., Bryngelsson, T., Gregersen, P., Thordal-Cristensen, H. & Tronsmo, A.M. 1993. The molecular and biochemical basis of plant disease resistance. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 102-107.
- Larsen, A. 1978. Freezing tolerance in grasses. Methods for testing in controlled environment. *Meld. Norg. Landbr Høgsk.* 58 (42), 22pp.
- Larsen, A. & Tronsmo, A.M. 1992. Natural hardening in grasses. Poster at the 4th International Plant Cold Hardiness seminar, Uppsala, Sweden 1991. Poster abstracts. SLU Rapport 53, p. 26.
- Nelson, C.J. & Spollen, W.G. 1987. Fructans. *Physiol. Plant.* 71, 511-516.
- Pollock, C.J. & Ruggles, P.A. 1976. Cold-induced fructosan synthesis in leaves of *Dactylis glomerata*. *Phytochemistry* 15, 1643-1646.
- Santarius, K.A. 1982. The mechanism of cryoprotection of biomembrane systems by carbohydrates. In P.H. Li and A. Sakai (eds.): *Plant Cold Hardiness and Freezing Stress*, Vol. 2, pp. 475-486. Academic Press, New York, N.Y. ISBN 0-12-4474602-3.
- Smedegaard-Petersen, V., Collinge, D.B., Thordal-Christensen, H., Brandt, J., Gregersen, P.L., Cho, B.H., Walter-Larsen, H., Kristensen, H.J. & Vad, K. 1992. Induction and molecular analyses of resistance to barley powdery mildew. In E. C. Tjamos, G. Papavizas and R.J. Cook (eds.): *Biological control of plant diseases: Progress and challenge for the future*. NATO-ASI. Plenum Press, New York, pp. 321-326

Tronsmo, A.M. 1993. Resistance to winter damage in fodder grasses and cereals. *Växtskyddsnotiser* 57:4, 130-134.

Abstract

Overwintering ability of grasses and cereals is a high priority breeding goal for Norwegian plant breeding. Research concerning mechanisms for resistance is focused on resistance to winter-stress factors, mainly snow moulds and freezing. The cold hardening process which leads to increased freezing resistance in plants also induces increased resistance to fungal diseases. The goal for our present research is a better understanding of the physiological and genetic background for resistance to snow mould fungi.

- Tronsmo, A. M. 1985a. Orientering om prosjektet "Resistens mot parasittære og fysiske skadefaktorer i engvekster", perioden 1983-1985. In: *Engveksforedling IV* (eds. P. Marum and Ø. Simonsen) NLVF/SFL 1985, 32-38.
- Tronsmo, A. M. 1985b. Induced resistance to biotic stress factors in grasses by frost hardening. In: *Plant Production in the North* (eds. Kaurin, Å., O. Junnila and J. Nilsen) Universitetsforlaget, Oslo, Norway, 127-133.
- Tronsmo, A. M. 1988. Resultater fra prøving av overvintringsegenskaper i kontrollert klima. In: *Engveksforedling V* (ed. A. Larsen) NLVF/SFL 1988.
- Tronsmo, A. M. 1989. Resultater fra prøving av overvintringsegenskaper i kontrollert klima. Informasjonsmøtet i plantevern 1989. *Aktuelt fra Statens Fagjeneste for Landbruket* no. 3, 127-130.
- Tronsmo, A. M. 1993. Resistance to winter stress factors in half-sib families of *Dactylis glomerata* tested in controlled environment. *Acta Agric.Scand, Sect. B. Soil and Plant Sci.* 43, 89-96.
- Tronsmo, A. M., Kobro, G., Morgenlie, S. & Flengsrød, R. 1993a. Carbohydrate content and glycosidase activities following cold hardening in two grass species. *Physiologia Plantarum* 88, 689-695.
- Tronsmo, A. M., Gregersen, P., Hjeljord, L., Sandal, T., Bryngelsson, T. & Collinge, D. B. 1993b. Cold induced disease resistance. In B. Fritig and M. Legrand (eds.) *Mechanisms of Plant Defence Responses*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht , p. 369.
- Årvoll, K. 1973. Winter damage in Norwegian grasslands, 1968-1971. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 52(3), 21 pp.
- Årvoll, K. 1975. Fungi causing winter damage on cultivated grasses in Norway. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 54(9), 49 pp.
- Årvoll, K. 1977. Effects of hardening, plant age, and development in *Phleum pratense* and *Festuca pratensis* on resistance to snow mould fungi. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 56(28), 14 pp.

Forfatteren

Anne Marte Tronsmo er forsker i plantepatologi ved Statens plantevern, avdeling plantesjukdommer, Fellesbygget, N-1432 Ås.

Några vanliga termer inom resistensförädling och genteknik

Aggressivitet – Aggressiveness

Aggressiviteten anger patogenens angrepps-förmåga i förhållande till värdväxtens *ospecifika* resistens/mottaglighet. Aggressiviteten är ett kvantitativt begrepp.

Allel – Allele

En alell är en av två eller flera alternativa former av en gen. Allelen kan t.ex. påverka om växten är resistent eller icke-resistent mot en skadegörare. En kromosom rymmer bara en av allelerna, men eftersom högre organismer har två eller fler kromosomer av varje slag (*homologa* kromosomer), kan ändå olika aleller finnas i samma individ.

B.t.-toxin – B.t. toxin

Proteiner som bildas av bakterien *Bacillus thuringiensis*. Dessa proteiner är giftiga för vissa insekter.

DNA – DNA

Den substans som hos de flesta organismer lagrar den genetiska informationen i cellen. DNA finns framförallt i kromosomerna, men hos t.ex. bakterier även i *plasmider*.

Elicitor – Elicitor

Kemisktämne som avges av växtpatogena svampar och som utlöser en försvarsreaktion från växterna.

Enzym – Enzyme

Enzymer är proteiner som styr kemiska reaktioner i cellen. Reaktionerna leder till produktion eller nedbrytning av kemiska ämnen i cellerna.

Expressivitet (uttryckssgrad) – Expressivity

Den grad och det sätt på vilken en genetiskt nedärvt egenskap kommer till uttryck hos en individ, t.ex. den mängd protein som bildas efter att en gen aktiverats.

Fältresistens – Field resistance

Den samlade motståndskraft som en värdväxt uppvisar under odling i fält. Kan vara summan av både *ospecifik* och *rasspecifik* resistens.

Gen – Gene

Arvsanlag; en liten bit av en kromosom med en specifik funktion i cellen. En gen innehåller den genetiska koden för ett protein.

Genom – Genome

Den totala genuppsättningen hos en organism.

Genteknik – Genetic engineering

Tekniken för att ta bort, ändra eller lägga till gener i en DNA-molekyl.

Hybrid – Hybrid

Avkomman efter en korsning mellan två genetiskt olika föräldrar av samma art eller olika arter.

Hypersensitivitetsreaktion

– Hypersensitive response

Snabb celldöd runt infektionspunkten. Patogener som är beroende av levande värdväxtvävnad hindras därigenom från att växa vidare.

Isogen – Isogenic

Med samma genuppsättning så när som på en gen.

Lektiner – *Lectins*

Lektiner är proteiner som binder till vissa kolhydrater och "klistrar" ihop dem. Lektiner kan t.ex. binda till kolhydrater på ytan av blodkroppar och därmed klumpa ihop dem.

Markörgen – *Marker gene*

En gen som kodar för t.ex. antibiotikaresistens och som vid transformation överförs med den önskvärda genen. Med hjälp av markörgenen kan man enkelt göra urval för transformerade celler.

Messenger RNA (budbärar-RNA, m-RNA)

– *Messenger RNA (mRNA)*

En "kopia" av ett DNA-avsnitt. Syntesen av proteiner börjar med att mRNA bildas i cellkärnan för att sedan föras över till cytoplasman där protein-syntesen sker.

Ospecifik resistens – *Non-specific resistance*

Skyddar värdväxten i princip oberoende av patogenens fysiologiska ras. Ospecifik resistens baseras på många gener och tar sig oftast uttryck i en viss grad av hämning av patogenen. Denna kan bromsas vid inträngningen eller vid utbredningen i värdens, eller genom att inte kunna reproducera sig (hos svampar "sporuleringsresistens").

Papilla – *Papilla*

Lokal förstärkning av cellväggen.

Plasmid – *Plasmid*

Liten ringformad DNA-bit som finns utanför kromosomen i bakterieceller. Man använder plasmider för att föra över ny genetisk information till mikroorganismer eller växter. Se även *vektor*.

Promoter – *Promoter*

En DNA-sekvens som reglerar aktiveringens av en gen.

Protein – *Protein*

Proteiner är uppbyggda av aminosyror.

Proteinas – *Proteinase*

Enzym som bryter ner proteiner.

Proteolys – *Proteolysis*

Nedbrytning av proteiner.

Rasspecifik resistens – *Race specific resistance*

Resistens som ger skydd mot vissa raser av en patogen. Rasspecifik resistens är enkelt, monogen, nedärvd. Ofta utvecklas ett "antingen/eller"-förhållande mellan värdväxt och parasit, d.v.s värdväxten är antingen resistent eller icke-resistent. Jämför *ospecifik resistens* och *virulens*.

Rekombinant DNA – *Recombinant DNA*

DNA-molekyl vilken består av DNA-segment sammanfogade i en annan ordning än den som återfinns i naturen. Sekvensen kan komma från en eller flera organismer.

Transformation – *Transformation*

Överföring av DNA till genomet hos en cell.

Transgena växter – *Transgenic plants*

En transgen växt har i sin genuppsättning en eller flera främmande eller förändrade gener. Tobak, som innehåller en gen för att producera B.t.-toxin, är exempel på en transgen växt.

Transkription – *Transcription*

Överföring av genetisk information från DNA till m-RNA. Se även *messenger-RNA*.

Vektor – *Vector*

I samband med transformation betecknar en vektor den "bärare" som används för att föra in nya gener i celler. Plasmider är de vanligaste vektorerna, men även virus kan användas.

Virulens – *Virulence*

Begreppet virulens och dess motsats avirulens används för att beskriva förmågan hos en svamp att angripa en värd med rasspecifik resistens. Virulensen är patogenens *kvalitativa* förmåga att etablera sig på värdens. Ordet avser patogenens förhållande till värdens på genotypnivå. Motsvarande begrepp på artnivå är *patogenitet*. Exempel: Arten gräsmjöldagg, *Erysiphe graminis*, är patogen på korn. Däremot är inte varje ras eller genotyp av gräsmjöldagg virulent på varje kornsort. Se även *aggressivitet*.

Återkorsning – *Back-crossing*

Korsning mellan en hybrid och den ena föräldern.

FÖRFATTARREGISTER – AUTHOR INDEX

Författarregister

Växtskyddsnotiser Årgång 57, 1993

Sidnumreringen är löpande inom årgången.

Behrens, Uta	22	Lerenius, Cecilia	7
Brishammar, Sture	78	Lundin, Per	82
Bryngelsson, Tomas	102	Munk, Lisa	120
Collinge, David B.	102	Nedstam, Barbro	52
Ekström, Ulla	64	Nilsson, Hans-Eric	67
Engqvist, Göran	87	Norin, Ingegerd	39
Ericson, Lars	13	Olofsson, Börje	33
Forsberg, Ann-Sofi	47	Paulsson, Bodil	27
Gregersen, Per L.	102	Ramstedt, Mauritz	18
Grönloft, Magnus	64	Ronquist, Eva	55, 80
Gustafsson, Göran	1	Ronquist, Fredrik	32
Gustafsson, Ingrid	125	Rufelt, Snorre	64
Gustafsson, Mats	108	Rämert, Birgitta	34
Happstadius, Ingrid	87	Thordal-Christensen, Hans	102
Hovmøller, Mogens S.	114	Tornéus, Christer	57
Ingvarsson, Björn	64	Tronsmo, Anne Marte	102, 130
Jensen, Birgit	120	Wallenhammar, Ann-Charlotte	27
Jonsson, Bodil	87	Weibull, Jens	91
Kjellquist, Kristina	72	Åhman, Inger	97
Kvist, Karin	13	Åström, Boel	18
Köpmans, Erik	75		

Sakregister

Växtskyddsnotiser Årgång 57, 1993

Sidnumreringen i registret hänvisar till den sida i en artikel där organismen eller ämnet nämns för första gången. Observera att sidnumreringen är löpande inom årgången.

<i>Aculus schlechtendali</i>	57
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	11, 22, 93
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	97
<i>Agrotis segetum</i>	11, 47
<i>Alternaria brassicae</i>	9
<i>Alternaria dauci</i>	34
<i>Alternaria linicola</i>	27
<i>Alternaria solani</i>	11
<i>Alternaria tenuis</i>	28
Amerikansk blomtrips	50, 53, 92
<i>Amphimallon solstitiale</i>	49
<i>Anthonomus rubi</i>	49
<i>Aphanomyces euteiches</i>	11
<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	50
<i>Aphis fabae</i>	11, 15
<i>Aphis gossypii</i>	50
<i>Argyresthia conjugella</i>	49
<i>Arion lusitanicus</i>	49
Asp	49
Aspglansbagge	49
Aspsaftmal	49
<i>Atomaria linearis</i>	11
<i>Bacillus thuringiensis</i>	51, 93, 98
Bakterieskador, <i>Salix</i>	19
<i>Bemisia tabaci</i>	53
Betbladlus	11
Betfluga	11
Biologisk bekämpning	51, 53, 70
<i>Bipolaris sorokiniana</i>	7, 105, 108
Bladbaggar	47
Bladfläcksjuka	
sockerbetor	11
stråsäd	8, 78, 105
Bladfläcksjukdomar, <i>Salix</i>	19
Bladlusgallmygga	50

Bladlöss	
bönor	15
gurka	50
kål	10, 93
oljeväxter	10
potatis	7
sockerbetor	11
stråsäd	7, 15, 91, 93
äpple	49
ärt	11, 22, 93
Bladmögel	
gurka	48
lök	48
potatis	10
ärt	11
Bladrost, <i>Salix</i>	19
<i>Blaniulus</i> spp	11
Blåvingad rapsvivel	1
Bomullsmögel	9, 75
<i>Botrytis cinerea</i>	11, 28
<i>Botrytis squamosa</i>	127
<i>Brevicoryne brassicae</i>	10, 93
Bronsfläckvirus	49
Brunfläcksjuka	8
Brunrost	8
Brunröta	10
BYDV	9
Bönbladlus	15
Bönor	13
CD	64
<i>Ceutorhynchus sulcicollis</i>	1
Champinjoner	51
<i>Chondrostereum purpureum</i>	19
Chrysanthemum	92
<i>Colletotrichum linicola</i>	30

<i>Conidiobolus obscurus</i>	19
<i>Contarinia tritici</i>	9
<i>Cryptodiaporthe salicella</i>	19
<i>Cydia pomonella</i>	49
<i>Cydia nigricana</i>	11
Cyclamen	51
<i>Cylindrosporium concentricum</i>	9
Dahlia	49
<i>Dasineura brassicae</i>	7, 91
<i>Dasineura tetensi</i>	49
<i>Delia floralis</i>	91
<i>Delia radicum</i>	92
<i>Drechslera</i> spp	78
<i>Drechslera teres</i>	105
<i>Drechslera tritici-repentis</i>	8
<i>Dysaphis plantaginea</i>	49
Ek	49
ELISA-teknik	55
<i>Encarsia formosa</i>	54
Entomophthora	22
Eriksson, Jacob	68
<i>Eriophyes malinus</i>	57
<i>Eriophyes pyri</i>	57
<i>Erynia neoaphidis</i>	22
<i>Erysiphe betae</i>	11
<i>Erysiphe cruciferarum</i>	10
<i>Erysiphe graminis</i>	8, 102, 114, 120
<i>Frankliniella occidentalis</i>	50, 53, 92
Fritfluga	7, 91
<i>Fusarium</i>	8, 28, 51
Fytopatometri	69
<i>Gaeumannomyces</i> spp	70
<i>Galerucella sagittariae</i>	47
<i>Galerucella tenella</i>	47
Gallkvalster	57
Gallmyggor	53
Gallsteklar	49
Genteknik	70, 85, 93, 97, 102
<i>Gliocladium virens</i>	51
<i>Gloeosporium</i> spp	43
Grämögel	10, 127
Gräsmjöldagg	8, 102, 114, 120
Gräsröta	130
Grönstrimmig gräsbladlus	9
Gulrost	8, 82
Gurka	48, 92
Gurkbladlus	50
Gurkbladmögel	48
Havrebladlus	7, 15, 91
Havretrips	9
<i>Heliothis virescens</i>	99
Hjortronlövbagge	47
Hoppstjärtar	11
Inducerad resistens	72, 133
Informationsteknologi	64, 70
Integrerad bekämpning	52
Integrerad produktion	47, 61
ISPP-kongressen 1993	67
Jordfly	7, 47
Jordgubbar	47
Jordgubbsmjöldagg	49
Jordgubbsvivel	49
Jordloppor	11
Julstjärna	50
Kaniner	49
Kastanjeborre	49
Klumprotsjuka	9, 87
Klöver	13
Korkrost	57
Kornrost	8
Kransmögel	9
Kruussjuka	7
Kålbladlus	10, 93
Lenticellskador	49
Lilla betbaggen	11
Lilla kålflugan	92
Lilla sädestripsen	9
<i>Limothrips cerealium</i>	9
Lin	27
<i>Liriomyza bryoniae</i>	50
Luftföroringar	13, 70
<i>Lygus</i> spp	10
Lök	47, 125
Lökbladmögel	48, 125
<i>Marssonina rosae</i>	47
<i>Melampsora</i> spp	19
<i>Melasoma populi</i>	49
<i>Meligethes aeneus</i>	10, 91, 99

<i>Melolontha hippocastani</i>	49
<i>Metopolophium dirhodum</i>	9
<i>Microdochium nivale</i>	130
Minerarflugor	9, 54
Mjöldagg	
jordgubbar	49
oljeväxter	10
sockerbetor	11
stråsäd	8, 102, 114, 120
äpple	49
Mjöllus	53
<i>Monilia fructigena</i>	43
Morot	34, 92
Morotsbladloppa	34
Morotsfluga	92
<i>Myzus persicae</i>	11
Mösk	49
Nejliktrips	47
Nyckelpigor	54
Näbbstinkfly	53
Oljeväxter	1, 7, 75, 87, 99
<i>Onychiurus</i> spp	11
<i>Orius</i> spp	53
<i>Oscinella frit</i>	7, 91
Osmosmetoden	78
<i>Oulema melanopus</i>	9
Ozonskador	13, 70
Parasitsteklar	53
<i>Pectobacterium</i> spp	51
<i>Pegomyia hyoscyami</i>	11
<i>Penicillium</i> sp	43
Pensé	51
<i>Peronospora destructor</i>	48, 125
<i>Peronospora pisi</i>	11
Persikbladlus	11
<i>Phoma exigua</i>	30
<i>Phratora vulgatissima</i>	49
<i>Phyllocnistis labyrinthella</i>	49
<i>Phyllopertha horticola</i>	49
<i>Phytophthora infestans</i>	10
<i>Phytophthora nicotianae</i>	50
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	53
Pilglansbagge	49
Pilskorv	47
Pingborre	49
<i>Plasmodiophora brassicae</i>	9, 87

<i>Podosphaera leucotricha</i>	49
<i>Pollaccia salciperda</i>	47
Potatis	7, 48, 55
Potatisbladmögel	10
Potatisvirus Y	7, 55
Pricksjuka	49
Prydnadsväxter	49, 53
<i>Pseudocercospora herpotrichoides</i>	7, 70
<i>Pseudomonas syringae</i>	19, 72
<i>Pseudoperonospora cubensis</i>	48
<i>Psila rosae</i>	92
<i>Psylliodes chrysocephala</i>	7
<i>Puccinia graminis</i>	83
<i>Puccinia hordei</i>	8
<i>Puccinia recondita</i>	8
<i>Puccinia striiformis</i>	8, 82
PVY	7, 55
<i>Pythium</i> spp	51
<i>Ramularia beticola</i>	11
Rapsbaggar	10, 91, 99
Rapsjordloppa	7
Resistensbiologi	82, 87, 91, 97, 102, 108, 114, 120, 125, 130
<i>Rhizoctonia solani</i>	51
<i>Rhopalosiphum padi</i>	8, 15, 91
<i>Rhynchosporium secalis</i>	8, 105
Ros	47, 54
Rotdödare	70
Rovkvalster	53
Rödsotvirus	7
Röd äpplebladlus	49
Rönnbärsmal	49
<i>Salix</i>	18, 47
Sallat	92
Sciaridae	51
<i>Sclerotinia borealis</i>	130
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	9, 75
<i>Sclerotium cepivorum</i>	127
<i>Septoria avenae</i>	55
<i>Septoria nodorum</i>	8, 55
<i>Septoria tritici</i>	8, 55
Silverglans	19
<i>Sitobion avenae</i>	9
<i>Sitodiplosis mosellana</i>	9
<i>Sitona lineatus</i>	11
Skidgallmygga	7, 91

Sköldfläcksjuka	8, 105
Smultronlövbagge	47
Sniglar	49
Snömögel	130
Sockerbetor	11
Sorgmyggor	51
Spanisk skogssnigel	49
<i>Sphaerotheca alchemillae</i>	49
Spinnkvalster	53
Stamkräfta, <i>Salix</i>	19
Stamsår, <i>Salix</i>	19
<i>Steinernema feltiae</i>	51
<i>Stenothrips graminum</i>	9
Stinkfly	7
Stora kålflygan	91
Stritar	7
Stråknäckare	7, 70
Stråsäd	7, 13, 55, 82, 102, 108, 114, 120, 130
Svartfläcksjuka	
oljeväxter	9
rosor	47
Svartpricksjuka	8
Svartrost	83
Sågspän	34
Sädesbladbaggen	9
Sädesbladlus	9
Sädesbroddfly	11
<i>Tapesia yallundae</i>	70
<i>Tetranychus urticae</i>	48
<i>Therodiplosis persicae</i>	53
<i>Thrips tabaci</i>	47
Tomat	50, 53, 84
Tomatminerarflugan	50
Tomatmosaikvirus	84
Torrfläcksjuka	11
<i>Trioza apicalis</i>	34
Trips	
lök	47
sockerbetor	11
stråsäd	9
Trådklubba	130
Trädgårdsborre	49
Tusenfotingar	11
<i>Typhula incarnata</i>	130
<i>Typhula ishikariensis</i>	130
Utvintring	130

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Förord	81
Resistensförädling – visioner och verklighet	82
<i>Per Lundin</i>	
Klumprotsjuka – resistensförädling i raps och rybs	87
<i>Bodil Jonsson, Göran Engqvist och Ingrid Happstadius</i>	
Satsningen som kom av sig: svensk resistensförädling mot insekter	91
<i>Jens Weibull</i>	
Genetic engineering to obtain insect resistant crops	97
<i>Inger Åhman</i>	
The molecular and biochemical basis of plant disease resistance	102
<i>David B. Collinge, Tomas Bryngelsson, Per L. Gregersen, Hans Thordal-Christensen and Anne Marte Tronsmo</i>	
Angrepp av <i>Bipolaris sorokiniana</i> på korn – ett modellsystem för interaktionsstudier	108
<i>Mats Gustafsson</i>	
Prediction of durability of race-specific powdery mildew resistance in barley	114
<i>Mogens S. Hovmøller</i>	
The effect of nitrogen application on resistance of barley to powdery mildew	120
<i>Birgit Jensen and Lisa Munk</i>	
Lökbladmögel i matlök – möjlighet till resistens i sorter?	125
<i>Ingrid Gustafsson</i>	
Resistens mot vinterskader i engvekster och korn	130
<i>Anne Marte Tronsmo</i>	
Några vanliga termer inom resistensförädling och genteknik	135
Författarregister 1993	137
Sakregister 1993	138